

REVUE DE

VOLUME 34(1) – 2015

PALÉOBIOLOGIE

mséum
genève

Une institution
Ville de Genève

www.museum-geneve.ch



Révision de *Pecten rotundatus* Lamarck, 1819 (Mollusca : Bivalvia : Pectinidae) des gisements burdigaliens franco-italiens

Madeleine BONGRAIN ¹

¹ 2, rue de la Pachère, F-64260 Arudy, France. E-mail: madeleine.bongrain@wanadoo.fr

Résumé

L'espèce *Pecten rotundatus* Lamarck, 1819 a été créée à partir de la valve gauche d'un pectinidé de Vence (Alpes-Maritimes, SE France) conservée dans la partie de la collection Lamarck se trouvant au Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Suisse). Elle a été désignée par Sacco (1897) comme type d'*Oopecten*, un nouveau sous-genre du genre *Pecten* Müller, 1776.

La situation confuse de ce taxon, diversement interprété par les auteurs, rendait nécessaire le travail de clarification présenté ici. Ainsi l'étude morphologique comparative de nombreux spécimens, français et italiens, et la revue critique des travaux antérieurs conduisent à ranger l'espèce *Pecten rotundatus* Lamarck dans le genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899).

De plus, un âge burdigalien est admis ici pour les couches à *P. rotundatus* du bassin de Vence, conformément aux résultats des travaux les plus récents sur la stratigraphie de la région. L'hypothèse d'un âge aquitainien, avancée au début des années 1960 est, par contre, écartée après un examen détaillé des arguments utilisés pour l'étayer.

Mots-clés

Pectinidae, *Pecten rotundatus*, *Oopecten*, *Gigantopecten*, Miocène, Aquitainien, Burdigalien, bassin de Vence, Piémont.

Abstract

Revision of *Pecten rotundatus* Lamarck, 1819 (Mollusca : Bivalvia : Pectinidae) from the Burdigalian outcrops of France and Italy. The species *Pecten rotundatus* Lamarck, 1819, was created for the left valve of a pectinid specimen from Vence (Alpes-Maritimes, SE France), housed in the Lamarck collection of the Natural History Museum of Geneva (Switzerland). It was referred by Sacco (1897) as the type of a new subgenus, *Oopecten* imputed to the *Pecten* genus (Müller, 1776).

A morphological comparative study of many French and Italian specimens led me to impute this species to the *Gigantopecten* genus (Rovereto, 1899).

Besides, the strata with *Pecten rotundatus* are now referred to the Lower Burdigalian in accordance with the most recent stratigraphic studies of the Vence region. The aquitanian age suggested for them in the 1960s is now rejected.

Keywords

Pectinidae, *Pecten rotundatus*, *Oopecten*, *Gigantopecten*, Miocene, Aquitanian, Burdigalian, Vence Basin, Piemont.

1. INTRODUCTION

Dans le cadre de la révision du genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899), que j'ai entreprise il y a de nombreuses années (Bongrain, 1988a-b, 1992, 1993, 1995, 2003, 2013), j'ai été amenée à m'intéresser au *Pecten rotundatus* Lamarck, dont les caractéristiques ontogéniques et morphologiques sont très proches de celles de certaines espèces appartenant à ce genre. L'examen d'environ 200 valves et fragments de *P. rotundatus* s.s. et de sa variété *dromica* Fontannes, 1880, des gisements burdigaliens du

SE de la France m'a permis de compléter les observations de ce dernier auteur et celles de Roger (1939). De plus, une comparaison a été faite avec des spécimens italiens en prenant en compte ceux conservés à l'université de Turin et les descriptions et figurations se trouvant dans diverses publications paléontologiques italiennes.

Mais, avant l'étude de tous ces spécimens et de leur révision systématique, une mise au point concernant le sous-genre *Oopecten* s'est avérée nécessaire, d'où le paragraphe suivant.

Historique : du sous-genre *Oopecten* Sacco, 1897 au genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899)

Sacco, en 1897, a créé le sous-genre *Oopecten* qu'il a inclus dans le genre *Pecten*. Mais, comme le plus souvent chez cet auteur, il n'existe pas de véritable diagnose du nouveau taxon et les rapprochements faits avec d'autres genres et espèces de pectinidés relèvent de la simple typologie plutôt que de la phylogénie. Ainsi *Oopecten* est rapproché successivement des genres *Aequipecten* Fischer, 1886, *Flabellipecten* Sacco, 1897, *Pecten* Müller, 1776 et même des *Pseudopecten* secondaires. A cela s'ajoutent des comparaisons avec des espèces actuelles comme «*Pecten*» *leopardus* Reeve, 1853.

Suite à cette étude de Sacco, les paléontologistes ont interprété, à leur manière, la «diagnose» rédigée par cet auteur, ce qui a donné lieu à des confusions dont les plus caractéristiques sont exposées ci-dessous.

D'après Sacco (1897, p. 54), *Oopecten*, sous-genre du genre *Pecten*, comprend les espèces suivantes: *Oopecten rotundatus* (Lamarck, 1819) avec les variétés *dromica* Fontannes, 1880 et *fuchsiana* Sacco, 1897 (= *P. rotundatus* de Perse) et, avec doute, *Pecten solarium* Lamarck, 1819 et *Pecten calaritanus* Meneghini, 1857.

Il faut noter que les échantillons italiens de l'espèce ayant servi à la création du sous-genre *Oopecten* et provenant du Santuario di Crea (Monferrato oriental, NO Italie) sont défectueux, ce qu'a lui-même reconnu l'auteur en notant que leur détermination n'était pas toujours facile ni fiable. Ceci limite donc la validité du sous-genre *Oopecten* qui n'a pas été créé à partir des spécimens de Vence, localité type de l'espèce *P. rotundatus* Lamarck. Cossmann & Peyrot (1914), pour leur part, ont signalé que «le groupe *Oopecten*» était fort voisin de leur groupe *Grandipecten*.

Par la suite, Cossmann (1920) a mis *Grandipecten* en synonymie avec *Gigantopecten* (Rovereto, 1899).

D'après von Teppner (1922), *Oopecten* est un sous-genre de son genre *Philippia* et non du genre *Pecten*. Mais le genre *Philippia* von Teppner, 1922 est invalide, car préoccupé par le genre *Philippia* Gray, 1847 créé pour des gastéropodes (Vokes, 1980, p. 56).

Roger (1939), arguant de la biconvexité des coquilles, a placé *Oopecten* dans le «groupe de *Chlamys rotundata*». Comme Sacco, il y a inclus les espèces iraniennes des calcaires de Siokuh, *Pecten persicus* Fuchs et *Pecten rotundatus* Lamarck. Il y a ajouté, avec doute, *Chlamys solarium* (Lamarck) et *Chlamys calaritana* (Meneghini). Pour Glibert & Van De Poël (1965), *Oopecten* est un genre à part entière comprenant les deux sous-genres suivants: *Oopecten* Sacco, 1897 et *Gigantopecten* Rovereto, 1899. D'après eux, le premier regroupe les espèces *O. (Oopecten) rotundatus* (Lamarck, 1819), *O. (O.) cucuronensis* (Fontannes, 1878), *O. (O.) gallicus* (Mayer in Cossmann & Peyrot, 1914), *O. (O.) gigas* (Schlotheim, 1813), *O. (O.) holgeri* (Geinitz, 1846) et *O. (O.) solarium* (Lamarck, 1819).

Le second groupe renferme les espèces *O. (Gigantopecten) latissimus* (Brocchi, 1814), *O. (G.) latissimus appollo* (Dollfus & Dautzenberg, 1896), *O. (G.) latissimus nodosiformis* (de Serres in Pusch, 1837), *O. (G.) latissimus restitutensis* (Fontannes, 1881) et *O. (G.) tournali* (de Serres, 1829). Les quatre premières de ces espèces portent des nodosités creuses dans la partie juvénile de leur VG. et constituent un ensemble homogène. *O. (G.) tournali*, qui est dépourvu de nodules, aurait dû être placé, par ces deux auteurs, dans leur premier groupe dont les espèces, à l'exclusion d'«*O. (O.) solarium*», appartiennent toutes au genre *Gigantopecten*. Dans leur premier groupe, les auteurs ont omis *G. ziziniæ* (Blanckenhorn, 1903), *G. sub-holgeri* (Fontannes, 1878) et confondu *G. ligerianus* (Dollfus & Dautzenberg, 1906) avec *G. cucuronensis* (Fontannes, 1878). Je remarque aussi qu'à l'exception de *Pecten solarium*, qui est en réalité un *Flabellipecten* (cf. Bongrain, 2003), toutes les espèces citées par Glibert & Van De Poël avaient été incluses dans le sous-genre *Macrochlamys*, aussi bien par Sacco lui-même (1897) que par Roger (1939). Il semblerait que la confusion entre *Gigantopecten*, *Oopecten* et *Flabellipecten* faite par Glibert & Van De Poël date de Dollfus & Dautzenberg (1920), ces deux auteurs ayant attribué les espèces *latissimus*, *gigas* et *solarium* au sous-genre *Oopecten*.

Par la suite, Hertlein (1969, N358) a mis le sous-genre *Oopecten* en synonymie avec le sous-genre «*Macrochlamis*» appartenant à son «*Chlamys group*», sans tenir compte de la révision de nomenclature faite par Rovereto (1899), admise par Sacco lui-même, et remplaçant le sous-genre *Macrochlamys* par le sous-genre *Gigantopecten*.

Notons que pour Mandic (2000, p. 148) le genre *Oopecten* comprend les 9 taxa suivants: *O. r. rotundatus* (Lam.), *O. r. dromica* (Font.), *O. r. inoiensis* nov. subsp., *O. r. steiningeri* nov. subsp., *O. persicus* (Fuchs), *O. gigas* (Schlot.), *O. gigas plana* (Schaffer), *O. solarium* (Lam.) et *O. calaritanus* (Menegh.). Les espèces de cette liste demanderaient une sérieuse révision concernant, notamment, «*O. gigas*» qui est un *Gigantopecten* (cf. Bongrain, 2003) et «*O. solarium*» et «*O. calaritanus*» qui sont des *Flabellipecten*.

Enfin, Waller (2006) a repris l'historique de «*Macrochlamis*». Revenant sur l'émendation de *Macrochlamis* en *Macrochlamys*, nom de genre à remplacer par celui de *Gigantopecten*, il a fait la remarque qu'*Oopecten* pourrait avoir priorité sur ce dernier. Toutefois, la validation du genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899) par la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique (cf. ci-dessous) me semble devoir écarter définitivement cette hypothèse.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour les spécimens français, ce matériel provient de collections muséographiques augmenté des spécimens récoltés sur le terrain par M. D. Courme lors de la révision de la carte géologique au 1/50 000^e de la feuille Grasse-Cannes, parue en 2013, à laquelle elle a participé. A cela s'ajoute l'étude de Roger (1939, p. 10-12, pl. 1, figs 1 à 4).

Le matériel d'Italie concerne les fossiles conservés à l'université de Turin et les descriptions et figurations se trouvant dans diverses publications: Issel (1885, 1886), Sacco (1897), Trabucco (1908), Boni & Sacchi Vialli (1962), Boni *et al.* (1967).

2.1. Collections consultées

Les spécimens étudiés sont répertoriés dans les collections des universités et des musées d'histoire naturelle suivants:

- A.M.U: Université Aix-Marseille (France), coll. Combaluzier;
- E.N.S.M.: Ecole nationale supérieure des Mines (collections de l'U.C.B.L1);
- I.D.U.Gr.: Institut Dolomieu, Université de Grenoble (France), coll. Kilian, Tardieu, Reboul;
- I.G.A.L.: Institut géologique Albert de Lapparent (Beauvais, France), coll. Ginsburg;
- N.H.M.B.: Muséum d'Histoire naturelle de Bâle (Suisse), coll. Mayer-Eymar;
- M.H.N.A.: Muséum d'Histoire naturelle d'Avignon (Muséum Requier) (France), coll. Châtelet, Escoffier, Requier;
- M.H.N.G.: Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Suisse), coll. Lamarck;
- M.H.N.Gr.: Muséum d'Histoire naturelle de Grenoble (France), coll. Lamothe;
- M.H.N.L.: Muséum d'Histoire naturelle de Lyon (France), coll. Philippe;
- M.N.H.N: Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (France), coll. Cossmann, d'Orbigny, générale;
- M.R.H.N.B.: Musée Royal d'Histoire naturelle de Bruxelles (Belgique), coll. Chavan, Cossmann;
- P.N.R.L.: Musée du Parc naturel régional du Luberon, Apt (France);
- U.Bx1: Université Bordeaux 1 (France), coll. de Paléontologie;
- U.C.B.L1: Université Claude-Bernard Lyon 1 (France), coll. Deshayes, Guébbard, générale; [FSL: Faculté des Sciences de Lyon (sigle utilisé pour la numérotation des spécimens fossiles)];
- U.T.D.S.T.: Département des sciences de la Terre, Université de Turin (Italie), coll. Chiesa, Rovasenda, Sacco, Stampa.

2.2. Analyse du matériel

Abréviations:

- D.U.P.: diamètre umbono-palléal (hauteur);
- D.A.P.: diamètre antéro-postérieur (largeur);
- C.M.D.: profondeur de la valve ou convexité mesurée dans le sens de la hauteur;
- N.C.E.: nombre de côtes radiaires;
- C.D.P.: «coup de pouce» ou méplat umbonal;
- VD: valve droite;
- VG: valve gauche.

Sur le matériel disponible du SE de la France, les caractères quantitatifs des VG ont été mesurés ou décomptés: dimensions des coquilles (D.A.P., D.U.P., C.M.D., etc.) prises au pied à coulisse avec une précision de 0,5 mm; nombre de côtes radiaires, comprises entre les bourrelets latéraux.

Les caractères qualitatifs ont été observés: morphologie de la région umbonale (C.D.P.), costules auriculaires du stade juvénile (Pl. IV, fig. 4a), lamelles commarginales de croissance (Pl. IV, fig. 8a-b), morphologie des côtes radiaires, des plicae internes et des empreintes musculaires (Pl. III, fig. 3).

Pour les spécimens italiens, trop peu nombreux pour être utilisés dans des analyses biométriques, seuls les caractères qualitatifs, mis à part le nombre de côtes radiaires, ont été pris en compte.

3. CONTEXTE GÉOLOGIQUE

3.1. Les principaux gisements français

3.1.1. La région type: le bassin de Vence (SE France), Fig. 1

D'après la notice de la carte géologique, Grasse-Cannes, n°999, au 1/50 000^e (1^{re} édition, Bonifay *et al.*, 1970), le Burdigalien, m1, est représenté par une molasse gréseuse, blonde, bien développée de Tournettes-sur-Loup à la vallée du Var. Elle a fourni principalement *Chlamys rotundata*, *Clypeaster latirostris* et *Scutella subrotundaeformis*.

D'après Courme & Dubar (2011), il ne semble pas y avoir de *Pecten rotundatus* dans le bassin miocène de Vence au-delà du Langhien. Cette espèce se trouve dans les niveaux suivants:

Formation du Bausset, m1Cg (Plan Bouisson, fig. 37A, p. 35), Burdigalien basal: molasse grossière grise à ciment plus ou moins argileux et à foraminifères benthiques (*Miogypsina* sp. cf. *gunteri*, *Cibicides lobatulus*, *Hanzawaia americana*, *Pararotalia armata*). Un conglomérat de base est fréquemment observé. Des *P. rotundatus* y ont été recueillis en abondance par M.D. Courme qui me les a obligeamment communiqués pour étude.

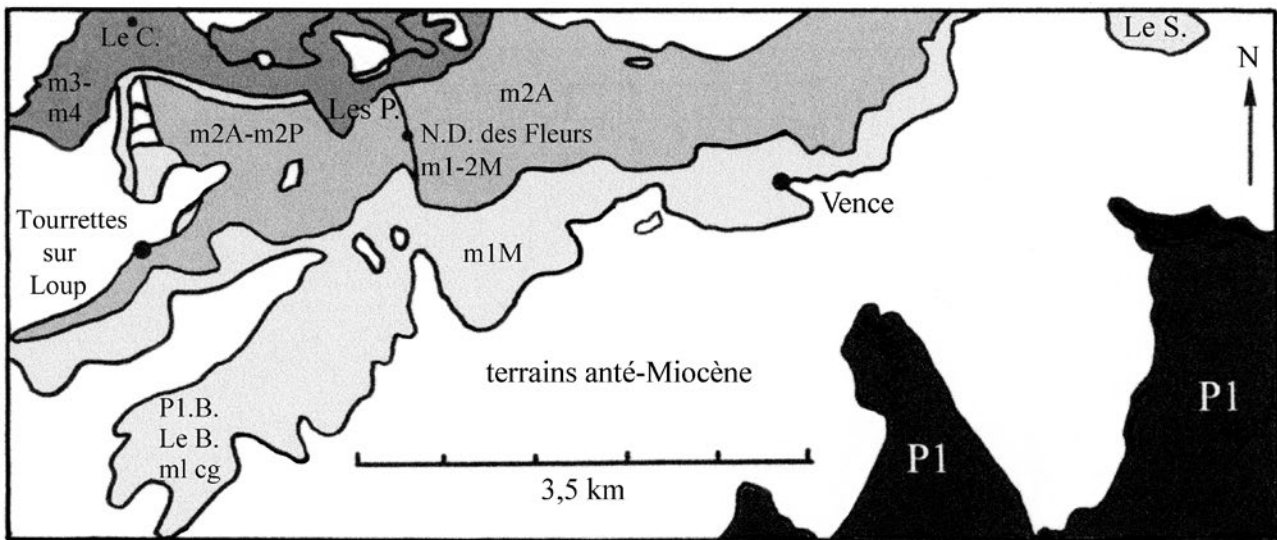
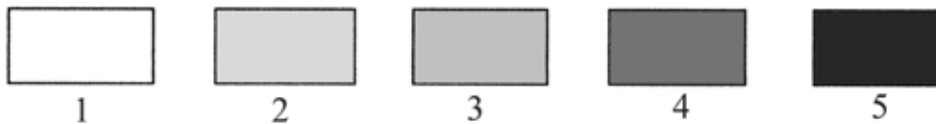


Fig. 1 : Carte géologique simplifiée du bassin de Vence (d'après la carte Grasse-Cannes au 1/50 000^e, 2^e édition, Dardeau *et al.*, 2013) :

1. terrains anté-Miocène ;
2. Burdigalien basal, m1cg, Formation du Bausset, Plan Bouisson (Le B. et Pl. B.) ; Burdigalien inférieur, m1M, Formation de Tourrettes-sur-Loup, Le Seren (Le S.) ;
3. Burdigalien inférieur-Langhien : m1-2M, Formation de Vence ; Langhien : m2A, Formation de Notre-Dame-des-Fleurs ;
4. Serravallien : m2P, Formation des Plantiers (Les P.) ; Serravallien ? Tortonien ? : m3-m4, Formation de la Grivolle et Formation du Caire (Le C.) ;
5. Pliocène : P1.



Formation de Tourrettes-sur-Loup, m1M (fig. 37C, p. 36 ; fig. 41, p. 37), Burdigalien inférieur, transgressive sur la formation du Bausset ou discordante sur le substratum mésozoïque : niveaux inférieurs grossiers ou conglomératiques suivis d'une molasse très fossilifère à « *Gigantopecten (Oopecten) rotundatus* » aussi bien dans le secteur de Tourrettes-sur-Loup que dans ceux de Vence et du Seren. Dans les lits marneux, la microfaune, peu abondante, à *Globigerinoides primordius*, *Globigerinoides trilobus*, *Globorotalia obesa*, indique le Burdigalien inférieur (base de N5). Plus au nord-est, cette molasse montre des lentilles très grossières à pectinidés dont *G. rotundatus*. Les foraminifères benthiques sont représentés par *Miogypsina cf. irregularis* et *Operculina complanata*.

Formation de Vence, m1-2M (fig. 44, p. 41 ; fig. 45, p. 42), Burdigalien-Langhien : marnes, marnes gréseuses, grès argilo-sableux. Courme & Dubar ne signalent pas de pectinidés dans cette formation, mais ils notent que de Lapparent (1938) et Ginsburg (1960) y ont récolté *Flabellipecten guebhardi* Depéret & Roman, 1912.

Formation de Notre-Dame-des-Fleurs, m2A (figs 47 et

48, p. 44), Langhien : les auteurs signalent des lumachelles à pectinidés sans toutefois détailler ni nommer ces bivalves. Cependant, des spécimens de *G. rotundatus s.s.* provenant de Notre-Dame-des-Fleurs se trouvent dans les collections paléontologiques (U.C.B.L1 : FSL. 29219 et 29220, FSL 42164-1 à 3, FSL 42165-1, 2 ; I.G.A.L. : 1 VG adulte). Ils proviennent peut-être des couches sous-jacentes à cette formation.

Sur la feuille de Roquesteron (1/50 000^e, n° 972, Ginsburg *et al.*, 1980), les *P. rotundatus* de la région du Broc sont attribués à l'Aquitainien. Mais je note que Ginsburg (1960, p. 19) avait daté du Burdigalien la couche terminale de la coupe du Broc dans laquelle il les avait récoltés.

3.1.2. Les principaux gisements de la vallée du Rhône, Fig. 2

Le bassin de Digne (Fig. 3)

D'après de Lapparent (1938), le Burdigalien affleure dans la vallée du Vanson, affluent de la Durance. A Sourribe, une molasse argilo-sableuse micacée est surmontée par

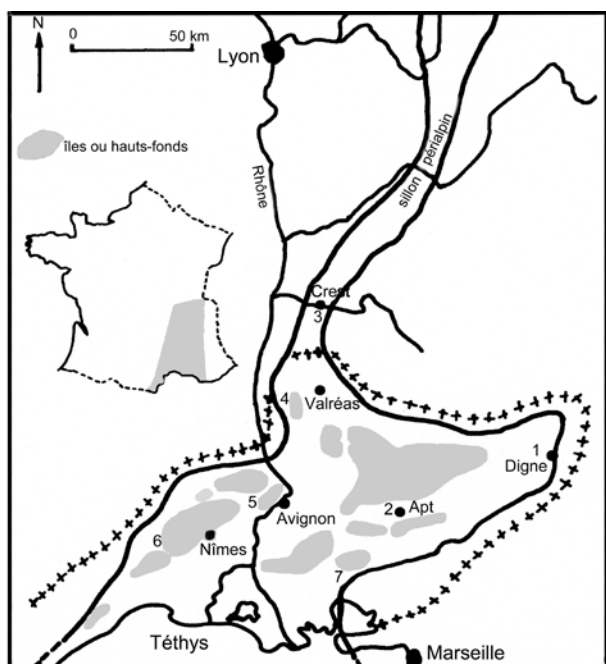
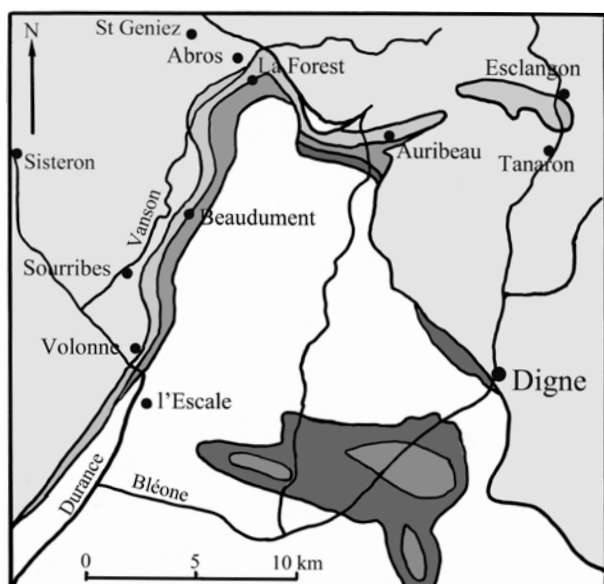


Fig. 2: Répartition de *G. rotundatus* dans le Burdigalien de la vallée du Rhône (carte d'après Philippe, 1987, fig. 1, modifiée): —, limites de la transgression burdigalienne; xxx, limites du golfe rhodano-provençal; 1: bassin de Digne (cf. Fig. 3); 2: Lacoste (bassin d'Apt); 3: Fort-les-Coquilles (bassin de Crest); 4: Tricastin (bassin de Valréas); 5: Les Angles (bassin d'Avignon); 6: Mus-Le Ternas (bassin de Sommières); 7: La Pile Saint-Cannat (chaînon de la Trévaresse).



un banc plus dur à *P. rotundatus* var. *dromica* Font. A Beaudument, de Lapparent signale *Pecten rotundatus* Lmk type et sa var. *dromica* dans une molasse grise fossilifère à la base. A La Forest, au SE de Saint-Geniez, Kilian (1888) a décrit des bancs épais de molasse argilo-sableuse, grumelleuse, à grands *Pecten* dont *P. rotundatus*. Au nord du bassin de Digne, de Lapparent a signalé aussi la présence de *Pecten rotundatus* à l'est d'Auribeau.

Le bassin de Valréas: *Tricastin* (cf. Demarcq, 1970, p. 15, fig. 3)

Le gisement de Clansayes a fourni de nombreux individus juvéniles et des fragments de *G. rotundatus*. La molasse calcaire zoogène de Saint-Paul-Trois-Châteaux dans laquelle il se trouve a été mise en parallèle avec celle de Fort-les-Coquilles par Demarcq *et al.* (1989, fig. 3, p. 385). Elle est donc, elle aussi, datée de la base du Burdigalien supérieur.

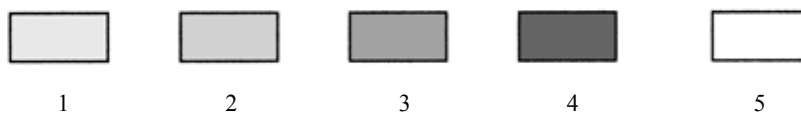
Le bassin de Crest (cf. Demarcq, 1970, p. 57, fig. 15)

D'après Demarcq *et al.*, 1989, la molasse détritique et lumachellique de Fort-les-Coquilles, dans laquelle abondent les *G. rotundatus* var. *dromica*, a été datée de la base du Burdigalien supérieur, ce qu'ont confirmé Rubino *et al.*, 1990. Par contre les molasses d'Autichamp sont plus récentes, proches du Langhien, et appartiendraient au Burdigalien terminal. Entre Autichamp et Crest, près du château de Divajeu, elles renferment, d'après Demarcq (1970, p. 59), *Chl. rotundata* Lmk var. *dromica* Font.

Chaînon de la Trévaresse: près de Beaulieu, à la Pile-Saint-Cannat (Bouches-du-Rhône), safre blanchâtre burdigalien à *Pecten rotundatus* Lamarck, d'après Collot (1912).

Bassin de Sommières: molasse calcaire zoogène (Mus-Le Ternas, Gard) du Burdigalien supérieur.

Fig. 3: Localités du Burdigalien du bassin de Digne citées par Kilian (1888) et de Lapparent (1938) et où ont été récoltés des *G. rotundatus* (carte d'après de Lapparent, 1938, fig. 34, modifiée). 1: terrains anté-Miocène; 2: Burdigalien; 3: «Helvétien» et Tortonien; 4: «Pontien»; 5: «Pontien»-Pliocène.



3.2. Les gisements italiens (NO de l'Italie), Fig. 4

Ces fossiles proviennent du Burdigalien de l'Italie nord-occidentale.

3.2.1. Pietra di Finale (Ligurie occidentale)

Les exemplaires décrits et figurés par Issel (1886) et Boni *et al.* (1967) proviennent de la région de Verezzi. D'après ces derniers auteurs, la Pietra di Finale repose en discordance sur le substrat permo-triasique. Le membre inférieur, Membre di Poggio, qui renferme les *Chlamys rotundata* est constitué d'une abondante fraction clastique terrigène: conglomérats, grès et marnes dans lesquels Lorenz (1962) a récolté *Globoquadrina dehiscens*,

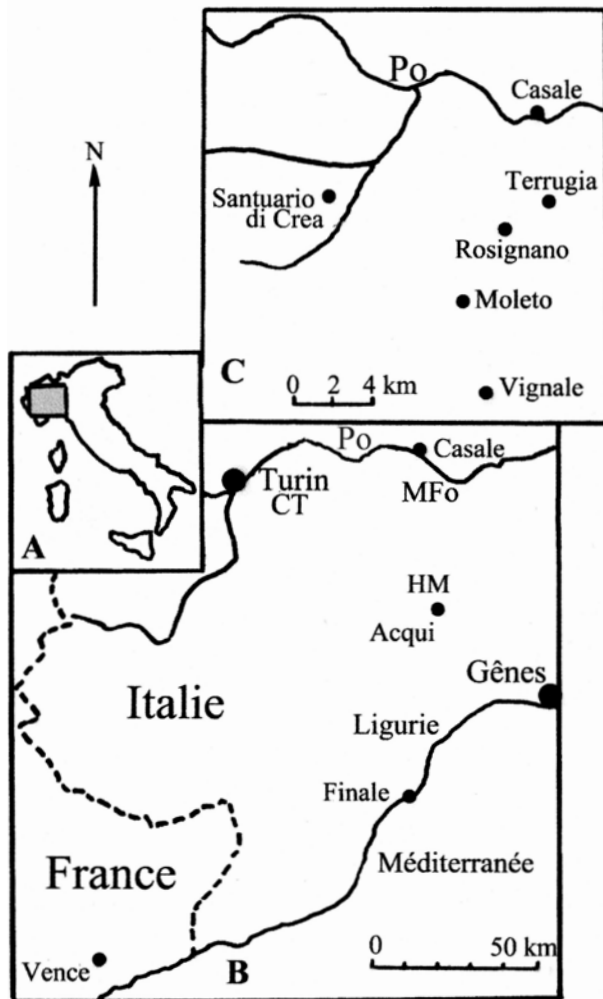


Fig. 4: Les principaux gisements italiens à *G. rotundatus*. A: localisation de l'Italie nord-occidentale; B: détails. CT: collina di Torino; MFo: Monferrato oriental; HM: haut Monferrato; C: gisements du Monferrato oriental (d'après Faletti, 1994, fig. 1, p. 270, modifiée).

Globigerina dissimilis, *Globigerina* cf. *bulloides*, *Globigerinoides trilobus*, foraminifères planctoniques indiquant, d'après lui, le Burdigalien inférieur.

3.2.2. Calcaire d'Acqui (Alto Monferrato)

D'après Lorenz (1967), il s'agit d'une puissante formation gréseuse contenant des faciès calcaires à Lithothamnées dans la région d'Acqui, Visone, Ponzone et Spigno et plus à l'est, à Rigoroso. Ces calcaires sont riches en Pectinidae. La microfaune comprend *Miogypsina burdigalensis*, *Miogypsina* sp., *Lepidocyclina* sp., *Globigerinoides trilobus*, ce qui indique, d'après Lorenz, le Burdigalien inférieur.

3.2.3. Collina di Torino

D'après Clari *et al.* (1994) le faciès de la Pietra da Cantoni est absent de la Collina di Torino. L'intervalle Burdigalien-Serravallien est constitué d'une succession terrigène grossière de grès et de conglomérats (Complexes de Termofourà et de Baldissero). Selon Zunino & Pavia (2009), les sites très fossilifères de Valle Ceppi et de Val Sanfrà de la formation de Termofourà appartiennent à la partie médiane du Burdigalien (biozone N7a de Blow).

3.2.4. Pietra da Cantoni dans le Monferrato oriental

A Rosignano, deux séquences de dépôts, séparées par une discontinuité, y ont été décrites par Becchi *et al.* (2006, fig. 2, p. 174). La seconde, qui contient les fossiles étudiés, a été subdivisée en deux unités. L'unité inférieure est constituée de packstones, de rudstones et de rhodolithes éparpillées. Les foraminifères planctoniques les plus fréquents (cf. Bicchi *et al.*, 2006, tabl. 3, p. 181) sont *Globigerinoides trilobus*, *Globigerinoides quadrilobatus*, *Globigerina praebulloides*, *Zeaglobigerina woodi woodi*. Ces foraminifères permettent de dater cette unité de la partie inférieure du Burdigalien supérieur.

Quant à *Globigerinoides primordius*, il n'est fréquent que dans un échantillon de la base de cette unité et est très rare, voire absent, dans tous les autres échantillons. L'unité supérieure, du Burdigalien supérieur à terminal, consiste en packstones bioperturbés et riches en glauconie. Ces sédiments contiennent des algues calcaires, des fragments d'échinodermes et des mollusques, dont des pectinidés. Chiesa (communication orale) y a distingué deux niveaux à *G. rotundatus*. D'après lui, le niveau inférieur est constitué de molasse calcaire, le niveau supérieur de sédiments plus marneux. Les foraminifères planctoniques les plus fréquents, récoltés par Bicchi *et al.* (2006, tabl. 3), sont: *Globigerina praebulloides*, *Zeaglobigerina woodi woodi*, *Globigerinoides trilobus* et *Paragloborotalia acrostoma*.

4. TAXONOMIE

4.1. Comparaison des sous-genres *Oopecten* et *Macrochlamys* décrits par Sacco

Ainsi que je l'ai fait remarquer précédemment, la diagnose du sous-genre *Oopecten* donnée par Sacco est superficielle, entachée d'erreurs et s'appuie sur des spécimens en mauvais état de conservation.

Comme caractères morphologiques de ce nouveau taxon, seules la biconvexité, la grande taille des spécimens et les côtes radiales lisses sont citées par Sacco. Remarquons que ces trois caractères concernent un certain nombre de genres de Pectinidae aussi bien fossiles qu'actuels et qu'ils ne peuvent être, à eux seuls, reconnus comme caractères génériques discriminants. Par contre, le méplat umbonal de la VG des espèces miocènes, la morphologie des plicae et des lamelles de croissance perforées qui sont caractéristiques des *Macrochlamys* n'ont pas été signalés. La diagnose de ce dernier sous-genre faite par Sacco (1897, p. 32) est bien détaillée et ne prête le flanc à aucune interprétation. De plus *Macrochlamys* comprend une douzaine d'espèces dont *M. terebratulaeformis* (de Serres), espèce qui, sous le nom de *M. tournali* (de Serres), a souvent été rapprochée d'«*Oopecten*» *rotundatus* par différents auteurs tels Sacco lui-même, Fontannes (1880) ou Boni & Sacchi Vialli (1962).

Remarquons, d'autre part, que «*Macrochlamis*» est maintenant admis comme l'orthographe originelle incorrecte de *Macrochlamys* et remplacé, à la suite de la requête de Waller & Bongrain (2006), par *Gigantopecten* [décision de la Commission Internationale de Nomenclature Zoologique [*Bull. Zool. Nomen.*, 2008, 65 (3): 222]. Sacco, lui-même, en 1904, avait reconnu la validité de *Gigantopecten* en écrivant: «Sottog. *Gigantopecten* Rover., 1899 (= *Macrochlamys* Sacco, 1897, non Benson; 1832)». Depuis cette date, le sous-genre *Gigantopecten* a été élevé au rang générique par Freneix *et al.* (1987). J'adhère complètement à cette opinion que j'avais déjà envisagée sans toutefois l'adopter (1988b, p. 107) après la lecture de Ben Moussa *et al.* (1987), opinion qui est aussi celle de Waller (2006).

4.2. Attribution générique de l'espèce *Pecten rotundatus* Lamarck, 1819

D'après ce qui précède, l'espèce *Pecten rotundatus* Lamarck doit être attribuée au genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899).

Toutefois, la comparaison des espèces types des genres *Oopecten* et *Gigantopecten* ne permet pas de résoudre le problème de la mise en synonymie de ces deux genres.

L'espèce type du genre *Gigantopecten*, désignée par Sacco (1897, p. 32), est *G. latissimus* (Brocchi, 1814) dont le type, conservé dans la coll. Brocchi au Museo

Civico de Scienze naturale di Milano, est une VD qui ne peut servir à la comparaison du type de *Pecten rotundatus* qui est une VG.

L'espèce *G. latissimus*, apparue à la limite du Mio-Pliocène, s'est éteinte au Pliocène moyen et représente le terme ultime de l'évolution des *Gigantopecten* (cf. Bongrain, 1992). Elle regroupe des individus de très grande taille [D.U.P._{max} d'environ 30 cm d'un spécimen de Millas (Roussillon, France) cité par Roger (1939, p. 39)], porteurs, au stade juvénile, de nodosités costales sur les VG, qui, le C.D.P. ayant disparu, sont convexes dès l'umbo. Ils ont un nombre restreint de côtes radiales (4 à 7) sillonnées, de même que les intervalles, de costules longitudinales. Cette espèce fait partie, avec *G. restitutensis* (Fontannes) et *G. nodosiformis* (Pusch) du rameau des *Gigantopecten* noduleux issu du binôme *terebratulaeformis-ziziniiae* apparu au Burdigalien inférieur.

La VG de *Pecten rotundatus* (Lamarck) est de plus petite taille (D.U.P._{max} relevé dans cette étude, 9,7 cm, taille comparable à celle de *Gigantopecten praeziziniiae* Bongrain, 1992, du Burdigalien inférieur d'Aquitaine). Elle possède des côtes plus nombreuses que *G. latissimus* (10 à 13) et dépourvues de costules radiales. Elle est caractérisée par l'absence de nodosités et par une région umbonale plus ou moins déprimée. La morphologie de certains morphes de cette espèce, déduite de l'observation d'un grand nombre de spécimens de VG, est proche de celle des *Gigantopecten* du Burdigalien de la vallée du Rhône, *G. terebratulaeformis* (de Serres, 1829), *G. ziziniiae* (Blanckenhorn, 1903) et *G. subholgeri* (Fontannes, 1878) et du Burdigalien inférieur d'Aquitaine tel *G. praeziziniiae* Bongrain, 1992. Elle peut aussi être rapprochée de celle de certains individus de *G. holgeri* (Geinitz) de l'Éggenburgien de la Paratéthis. Or, Roger (1939, p. 11) mis à part, ni Sacco (1897) ni Mandic (2000) n'ont donné de description détaillée de la VG de *G. rotundatus*.

A mon avis, l'appartenance d'«*Oopecten rotundatus*» au genre *Gigantopecten* ne peut être déduite qu'en prenant en compte la variabilité des VG à l'intérieur des diverses populations burdigaliennes de ces *Gigantopecten*. Mes révisions, non publiées, de *G. terebratulaeformis* et *G. ziziniiae* me conduisent à la conclusion que l'espèce *rotundatus* appartient bien au genre *Gigantopecten*.

Mon opinion est renforcée par la classification de Glibert & Van De Poël dont le premier groupe d'*Oopecten* correspond pratiquement au rameau des *Gigantopecten* non noduleux et dont le second groupe, *O. (G.) tournali*, mis à part, correspond au rameau des *Gigantopecten* noduleux.

4.3. Révision systématique

4.3.1. Synonymies

Phylum Mollusca Cuvier 1797

Classe Bivalvia Linnaeus, 1758

Sous classe Pteriomorpha Beurlen, 1944

(émend. Boss, 1982)

Ordre Ostreoida Ferussac, 1822 (émend. Waller, 1978)

Sous ordre Pectinoidina H. & A. Adams, 1858

Super famille Pectinoidea Rafinesque, 1815

(émend. Waller, 1978)

Famille Pectinidae Rafinesque, 1815

(émend. Waller, 1978)

Sous famille Pectininae Rafinesque, 1815

Tribu Pectinini Rafinesque, 1815

Remarque: En 1993, Waller a attribué cette famille à Wilkes. Depuis, il a dénoncé cette attribution (Waller & Stanley, 2005) du fait que l'ouvrage de Wilkes (1810) ne suivait pas la nomenclature binomiale. Après avoir lu le travail de Wilkes dans l'*Encyclopaedia londinensis*, je me range à l'avis de Waller & Stanley.

Genre *Gigantopecten* (Rovereto, 1899)

Espèce type: *Ostrea latissima* Brocchi, 1814, par désignation originale de Sacco (1897, p. 32).

Gigantopecten rotundatus (Lamarck, 1819)

Pl. I; Pl. II; Pl. III, figs 1-5

1819. *Pecten rotundatus* Lamarck, p. 179, n° 5.
 1880. *Pecten rotundatus* Lamarck.– Fontannes, p. 161, pl. 5, fig. 1.
Pecten rotundatus var. *dromica* Fontannes, p. 161, pl. 5, figs. 2-3.
 1886. *Pecten finalensis* Issel, p. 37, pl. 2, figs 6, 9, 10.
 1897. *Macrochlamys holgeri* (Geinitz) var. *regularior* Sacco, p. 34, pl. 11, figs 1 à 5.
Macrochlamys holgeri (Geinitz) var. *rotundatior* Sacco, p. 34, pl. 11, fig. 6.
Pecten (Oopecten) rotundatus Lamarck.– Sacco, p. 54, pl. 15, fig. 14.
Pecten finalensis Issel.– Sacco, p. 54.
Amusiopecten burdigalensis ? var. *elongata* Mylius.– Sacco, p. 53, pl. 15, fig. 13.
 1897. *Pecten rotundatus* Fontannes*.– Nicolas, p. 45.
Pecten hemisphaericus Nicolas, p. 65.
 1907. *Pecten hemisphaericus* Nicolas.– Joleaud, p. 13, 20.
 1908. *Pecten oblitaquensis* Sacco.– Trabucco, p. 391, pl. 12, fig. 34.
Pecten solarium Lamarck.– Trabucco, p. 388, pl. 13, fig. 6.
 1918. *Pecten rotundatus* Lamarck.– Favre, pl. 5, fig. 14a-b, non fig. 15a-b.
 1922. *Philippia (Oopecten) rotundatus* (Lamarck).– von Teppner, p. 242.
Philippia (Oopecten) rotundatus (Lamarck) var. *dromica* Fontannes.– von Teppner, p. 242.
 1938. *Pecten rotundatus* Lamarck.– de Lapparent, p. 123, 125, 126, 128, 136.

1939. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Roger, p. 10, pl. 1, figs 1, 2, 4.
Chlamys rotundata var. *dromica* Fontannes.– Roger, p. 11, pl. 1, fig. 3.
 1952. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Mongin, p. 127.
Chlamys rotundata (Lamarck) var. *dromica* (Fontannes).– Mongin, p. 127.
 1956. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Ginsburg & Mongin, p. 3094-3095.
 1960. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Ginsburg, p. 18-19.
 1962. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Mongin, p. 24.
 1962. *Chlamys holgeri regularior* Sacco.– Boni & Sacchi Vialli, pl. 11, figs 5 à 9; pl. 12, figs 1, 5, 7, 8; pl. 13, figs 1, 3.
Chlamys rotundata (Lamarck).– Boni & Sacchi Vialli, p. 87, pl. 14, fig. 12.
 1965. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Babinot & Catzigras, p. 173.
Chlamys rotundata (Lamarck) var. *dromica* Fontannes.– Babinot & Catzigras, p. 174.
 1965. *Oopecten (Oopecten) rotundatus* (Lamarck).– Glibert & Van De Poël, p. 17.
 1967. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Boni *et al.*, p. 133, pl. 6, figs. 1 à 6; pl. 7, figs. 13-14.
Chlamys holgeri regularior Sacco.– Boni *et al.*, pl. 7, figs 1, 2, 4, 5, 7.
 1969. *Chlamys (Macrochlamys) rotundata* (Lamarck).– Hertlein, p. N358.
 1970. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Demarcq, p. 123.
Chlamys rotundata (Lamarck) var. *dromica* (Fontannes).– Demarcq, p. 56, 115, 119, 191.
 1998. *Chlamys rotundata* (Lamarck).– Ginsburg *et al.*, p. 232.
 2000. *Oopecten rotundatus* (Lamarck).– Mandic, p. 149, pl. 23, figs 3a-b, 4a-b; pl. 24, figs 3a-b, 4a-b.
 ? *Oopecten rotundatus inoiensis* Mandic, p. 153, pl. 25, figs. 1-7; pl. 26, figs 1-7; pl. 27, figs 1-2.
 2011. *Oopecten rotundatus* (Lamarck).– Courme & Dubar, p. 35, 37, 38.

* Il s'agit d'une erreur, *Pecten rotundatus* est une espèce créée par Lamarck en 1819 et non par Fontannes.

4.3.2. Les types du Miocène français

Pecten rotundatus Lamarck, 1819

Diagnose originale: Lamarck, p. 179, n° 5

«Peigne arrondi. *P. testâ suborbiculari, untrinque convexâ; radiis 14 ad 16 distinctis, convexis, versùs limbum planulatis*».

Il existe dans la collection Lamarck, au M.H.N.G., deux spécimens portant le même nom écrit de la main de Lamarck lui-même: «Peigne arrondi, *Pecten rotundatus*».

Comme l'a fait remarquer Favre (1918; explication de la planche 5), ils appartiennent à deux espèces distinctes. D'après cet auteur, la VG figurée pl. 5, figs 14a-b est le *Pecten rotundatus* de Vence décrit par Lamarck (1819, p. 179) ce qu'a confirmé Roger (1939). Quant à la deuxième VG (pl. 5, figs 15a-b), Favre et Roger en

contestent la provenance en faisant remarquer que la gangue qu'elle porte est différente de celle du premier spécimen. Pour eux, elle appartiendrait au «groupe de *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (Linné)». Ceci me paraît inexact, cette valve ne présentant aucun des caractères morphologiques discriminants du genre *Aequipecten*. Ce n'est toutefois pas un spécimen de *P. rotundatus* Lamarck.

Lectotype : VG du M.H.N.G. (G 45994, coll. Lamarck) par désignation subséquente de Roger (1939, p. 10). Cette valve est incomplète et a été figurée par Favre (pl. 5, figs 14a-b) et Roger (pl. 1, fig. 2). J'en donne une nouvelle représentation Pl. I, fig. 1.

Les dimensions approximatives données par Roger sont les suivantes :

D.U.P. = 70 mm ; D.A.P. = 75 mm environ ; N.C.E. = 12. Remarquons que le nombre de côtes indiqué par Lamarck dans sa diagnose est plus élevé. Cet auteur prend, vraisemblablement, en compte les costules radiaires des aires latérales (cf. Pl. I, fig. 5). Il faut noter aussi que l'état de conservation de ce lectotype ne permet pas de déterminer à quel morphe il appartient. Cependant, Roger a noté dans sa description que le sommet est marqué d'une dépression peu accentuée, ce qui me permet de l'attribuer, avec réserve, au morphe 1 (cf. ci-dessous).

Locus typicus : «Fossile des environs de Vence, entre Grasse et Nice».

Stratum typicum : «molasse jaune, Burdigalien inférieur».

Etude morphologique des topotypes

Description (Pl. I à III) : Coquille de taille moyenne au stade adulte. Les dimensions de la plus grande valve gauche mesurée sont les suivantes :

D.U.P. = 9,7 cm ; D.A.P. = 10,9 cm ; C.M.D. = 1,85 cm. Disque plus ou moins circulaire parcouru par des lamelles de croissance commarginales perforées (Pl. IV, fig. 8a-b) caractéristiques des *Gigantopecten* (cf. Bongrain, 1988a, pl. 1-2) ; côtes radiaires arrondies, parfois à section plus ou moins quadrangulaire vers le bord palléal ; ligne cardinale relativement longue et oreilles moyennement hautes.

VD plus ou moins convexe, au crochet bombé surplombant à peine la ligne cardinale ; nombre de côtes radiaires compris entre 12 et 16 ; au stade adulte, encoche byssale bien marquée (Pl. III, figs 1, 2), sauf en de rares cas (Pl. III, fig. 5) et absence de cténolium fonctionnel.

VG au sommet portant, dans la majorité des cas, un «méplat» ou «coup de pouce» (C.D.P.) plus ou moins concave et d'étendue variable (Pl. I, figs 2, 4, 5, 7a-b), correspondant au stade pectinoïde (Bongrain, 1988a) du développement ontogénique des *Gigantopecten* ; oreilles portant 3 à 5 costules radiaires au stade juvénile disparaissant au stade adulte ; nombre de côtes radiaires compris entre 10 et 13. Sur un effectif de 70 valves, moyenne = $11,4429 \pm 0,0757$.

Les caractères morphologiques de la face interne des adultes, plicae, empreinte du muscle adducteur, sont

ceux des *Gigantopecten*. Les plicae sont bien visibles entre le bord palléal et la ligne palléale. Ils sont limités radialement par des arêtes vives et se terminent par un rétrécissement caractéristique près du bord palléal. La charnière du stade adulte n'a pu être étudiée, les rares valves montrant leur face interne ayant la partie dorsale en mauvais état (Pl. III, fig. 3).

Variabilité : La VD des *Gigantopecten* est assez conservatrice et, nombre des côtes radiaires mis à part, les autres caractères morphologiques, convexité, aspect des oreilles, charnière, aspect des plicae internes, etc. sont assez semblables chez toutes les espèces de ce taxon. Par contre, la VG est beaucoup plus variable et, chez *G. rotundatus*, elle se présente sous trois morphes faisant eux-mêmes preuve d'une grande variabilité, surtout le morphe 1 :

- le morphe 1 (Pl. I, figs 2, 4, 5) a un sommet plan-concave passant insensiblement à la convexité et rappelant celui de *G. terebratulaeformis* (de Serres). Cependant, sauf exception (Pl. I, fig. 4), le méplat umbonal est moins accentué que chez cette dernière espèce. On notera aussi que l'apparition de la convexité est plus ou moins précoce suivant les individus ;
- le morphe 2 (Pl. I, fig. 7, Pl. II, fig. 5, Pl. IV, fig. 5) présente un sommet plan-concave ou plan suivi, à sa base, d'une légère déclivité précédant l'apparition de la convexité. Cette morphologie est proche de celle de certains spécimens de *G. ziziniæ* (Blanckenhorn) du golfe burdigalien de Basse Provence, notamment du bassin de Sommières (Gard) ;
- le morphe 3 (Pl. I, fig. 6, Pl. II, figs 2 et 6), beaucoup plus rare, a un sommet convexe.

Pecten rotundatus var. *dromica* Fontannes, 1880

Pl. V, figs 2 et 3

Diagnose originale : p. 161

«*Costae magis prominentes, plerumque pauciores, in valva sinistra subquadrangulares.*»

Lectotype : Roger (1939, pl. 1, fig. 3). C'est une valve gauche au sommet à peine déprimé, portant 13 côtes radiaires. D'après Roger, il s'agit de l'exemplaire figuré par Fontannes (1880, pl. 5, fig. 2). Depuis l'étude de Roger, il a disparu des collections de l'E.N.S.M. et a été remplacé par un moulage de mauvaise qualité.

D.U.P. = 4,6 cm ; D.A.P. = 4,8 cm ; N.C.E. = 13

Locus typicus : Fort-les-Coquilles (Grane, Drôme) ;

Stratum typicum : Molasse sableuse, Burdigalien supérieur.

D'après Demarcq (1970), il s'agit d'une molasse lumachelique constituée de sables marno-calcaires jaunes très grossiers, dont la partie supérieure est très riche en *Chlamys rotundata* Lmk var. *dromica* Font.

Description des topotypes (Pl. IV)

Coquille de taille moyenne. Les dimensions de la plus grande valve mesurée sur un total de 48 VG de Grane-Fort-les Coquilles sont les suivantes :

D.U.P. = 6,3 cm; D.A.P. = 6,4 cm; C.M.D. = 1,3 cm; N.C.E. = 11

Remarque: parmi les spécimens provenant de La Pile Saint-Cannat (Chaïnon de la Trévaresse, Bouches-du-Rhône), décrits par Collot (1912) et attribués à la var. *dromica* par Mongin (1963), se trouve une coquille ayant pour mesures: D.U.P. = 77 mm et D.A.P. = 88 mm ce qui la rapproche beaucoup de *G. rotundatus s.s.*

La morphologie du sommet des valves gauches est la même que celle de *G. rotundatus s.s.* et montre la même variabilité. Fontannes (1880) l'avait déjà noté en ajoutant que les individus de Fort-les-Coquilles présentaient les mêmes contours et le même nombre de côtes que ceux du bassin de Vence. Mais, d'après Roger (1939, p. 11), chez la var. *dromica*, la taille est plus faible que chez *rotundatus s.s.*, le test est beaucoup plus épais, la convexité plus forte, les côtes relativement plus saillantes. A mon avis, ces différences ont pour origine l'influence, sur la morphologie des individus, des facteurs environnementaux propres aux bassins de Crest et de Vence. D'autre part, la différence de taille maximale observée chez les plus grands individus des deux lots pourrait s'expliquer, chez la var. *dromica*, soit par une longévité d'origine génétique plus courte que celle de *G. rotundatus s.s.* soit par une mort prématurée due à un environnement défavorable.

Modalités de croissance (Fig. 5): En conclusion des remarques de Fontannes et de Roger, je note que les modalités de croissance et la variabilité de la var. *dromica* sont les mêmes que celles de *G. rotundatus s.s.* Ceci justifie, à mon avis, la réunion de ces deux taxa en un seul. La variété *dromica* ne représente qu'un simple morphe de *G. rotundatus s.s.* La coexistence de ces deux formes dans les couches de différents gisements du bassin de Digne où elles forment des lumachelles, telles celles de Beaudument (Kilian, 1888; de Lapparent, 1938) semble confirmer cette hypothèse. Cette dernière est aussi confortée par l'analyse du diagramme de dispersion, en coordonnées logarithmiques, des deux diamètres (A.P.R. ou axe principal réduit, Fig. 5) dont l'équation est la suivante:

$$\log D.A.P. = 1,0475 \log D.U.P. - 0,0514,$$

avec $Z = 0,4876$

La valeur du test Z , comprise entre -1,96 et +1,96 (cf. Bongrain, 1988a) montre, avec une probabilité de 95%, que la croissance est isométrique.

Affinités: Fontannes a rapproché certaines valves gauches juvéniles de sa variété *dromica* de l'espèce *Pecten tournali* de Serres, 1829 (= *Gigantopecten terebratulaeformis* de Serres, 1829). On y observe notamment, sur la fig. 3 de

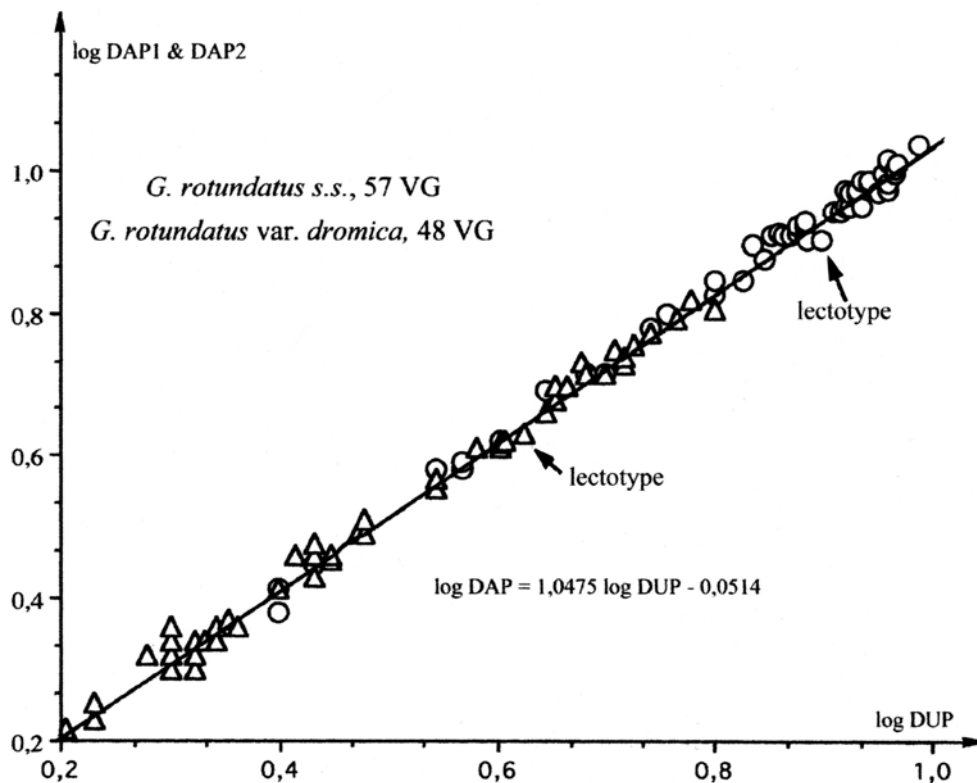


Fig. 5: Croissance relative des deux diamètres dans un échantillon de 105 VG de *G. rotundatus*: axe principal réduit ou APR. D.U.P.: diamètre umbono-palléal ou hauteur; D.A.P.: diamètre antéro-postérieur ou largeur; Δ : morphe *dromica*; \circ : morphe *rotundatus s.s.*

sa pl. 5, la même morphologie de la partie dorsale : umbo déprimé et présence de costules radiaires sur les oreilles. J'ai moi-même constaté que les individus juvéniles de *G. rotundatus* s.s. de Vence (coll. Guébbard, U.C.B.L1, FSL 42163) présentent ces mêmes caractéristiques et sont, eux aussi, proches des jeunes *G. terebratulaeformis* (Pl. I, fig. 3). De plus, certains individus juvéniles de Fort-les-Coquilles possèdent une gouttière radiaire postérieure comprenant 2 à 3 côtes latérales plus fines, ce qui les rapproche de *G. ziziniæ* (Pl. IV, fig. 6).

4.3.3. Les spécimens italiens (Pl. III, fig. 12; Pl. V)

Pietra di Finale

D'après Boni *et al.* (1967), les spécimens observés se présentent, en grand nombre, sous forme d'empreintes externes ou, plus rarement, sous forme de moules internes, ce qu'avait déjà signalé Issel en 1886. L'espèce concernée a été décrite sous différents noms :

- *Pecten finalensis* Issel, 1886 (p. 37-39, pl. 2, fig. 6) : C'est une espèce de taille moyenne. Le spécimen décrit et figuré par l'auteur est une VD de 103 mm de D.U.P., de 120 mm de D.A.P. et portant 13-14 côtes radiaires. Sacco (1897, p. 54-55) a assimilé cette espèce à *Oopecten rotundatus* en notant qu'elle pourrait en représenter une variété. Boni *et al.* (1967, p. 133) ont, eux aussi admis la synonymie de *Pecten finalensis* et de *Pecten rotundatus*.
- *Chlamys rotundata* (Lamarck, 1819) : Sacco (1920, p. 13) a cité cette espèce dans la lumachelle basale de la Pietra di Finale. Boni *et al.* (1967) ont figuré, sous ce nom (pl. 16, fig. 1 à 6; pl. 17, figs 6, 13, 14) des fragments plus ou moins grands de VG et VD juvéniles et adultes. Ces spécimens proviennent tous de la carrière 1 du Membre di Poggio.
- *Chlamys holgeri regularior* Sacco (1897) : Boni *et al.* (1967) ont recueilli d'autres spécimens dans la carrière 1 du Membre di Poggio (pl. 16, figs 1, 2, 4, 5, 7). Les caractères morphologiques des spécimens déterminés *Chlamys holgeri regularior*, nombre de côtes radiaires et dépression umbonale des VG, sont identiques à ceux des *Chlamys rotundata* décrits par ces mêmes auteurs. J'en conclus que tous ces spécimens provenant, en outre, du même contexte géologique peuvent être attribués à une seule et même espèce, *Chlamys rotundata* (Lamarck).

Calcaire d'Acqui (Alto Monferrato)

- *Pecten oblitaquensis* Sacco carrière d'Acqui, coll. Trabucco (1908, p. 391, pl. 12, fig. 34).
- *Gigantopecten subholgeri* Fontannes : Acqui, Ponzone, Visone, Rigoroso, d'après Lorenz, 1967, p. 62.
- *Chlamys rotundata* (Lamarck) : Rigoroso, d'après Lorenz, 1967, p. 63.

Collina di Torino

Plusieurs exemplaires de cette région sont conservés dans les collections paléontologiques de l'Université de Turin :

- *Macrochlamys holgeri* var. *regularior* Sacco (1897, p. 34) : Coll. Stampa : Val Salice (Sacco, pl. 11, fig. 3); Coll. Sacco : Colli torinesi, 2 VG adultes (Pl. V, fig. 8).
- *Amussiopecten* cf. *burdigalensis* ? var. *elongata* (Mylius), Sacco (1897, p. 53) : Coll. Rovasenda : 1 VG de Schiolze (Sacco, pl. 15, fig. 13), comptant 11 côtes radiaires et ayant un sommet convexe, proche du morphe 3 de *G. rotundatus* s.s.
- *Macrochlamys holgeri* var. *rotundatior* Sacco (1897, p. 34) : Coll. Rovasenda : Termofourà, 1 VG, n° BS 110 04013 (Sacco, pl. 11, fig. 6) (Pl. V, fig. 6).
- *Macrochlamys holgeri* var. *variecostata* Sacco (1897, p. 34) : Coll. Sacco : Colli torinesi, 1 VG juvénile, n° BS110 04014 (Sacco, pl. 11, fig. 7) (Pl. V, fig. 2);
- *Macrochlamys holgeri* var. *subsimplex* (d'Orbigny), Sacco (1897, p. 34) : VD, face externe d'un individu juvénile (pl. 11, fig. 8) se trouvant dans les collections du Musée géologique de Rome.
Remarque : cette espèce, à l'origine nommée *Pecten simplex* par son auteur, Michelotti (1847, p. 86 et pl. 3, figs 4 et 4') a été attribuée, par Fuchs (1881, p. 317) à un individu juvénile de *P. holgeri* Geinitz, 1846, c'est-à-dire à un *Gigantopecten*, opinion à laquelle j'adhère.

Monferrato oriental

Les spécimens pris en compte sont, d'une part, ceux conservés dans les collections Chiesa, Rovasenda et Sacco à l'université de Turin et, d'autre part, ceux décrits et figurés par Boni & Sacchi Vialli (1962). Ils proviennent du Santuario di Crea, de Rosignano, de Moletto, de Vignale, de Terrugia et de Tombe Casale.

- *Macrochlamys holgeri* var. *regularior* Sacco, 1897 :
Coll. Rovasenda : Santuario di Crea : 1VD adulte (Sacco, 1897, pl. 15, fig.14);
Coll. Sacco : Tombe Casale : 1VD adulte; Rosignano : 2 VD de jeunes adultes dont n°BS 110 04 09 (Sacco, pl.11, fig.1); 3 VD juvéniles dont n° BS 110 04 09-010 (Sacco, pl. 11, fig. 2); 1 bivalve juvénile, n° BS 110 04 011 (Sacco, pl. 11, fig. 4a-b) (Pl. V, fig. 1a-d); 1 sommet de VG adulte, n° BS 110 04 111 (Pl. III, fig. 12); 2 bivalves adultes, n° BS n°110 04 015 (Pl.V, fig. 3 a-b).
Remarque : Sacco a créé (1897, p. 35) *Macrochlamys holgeri* var. *percostata* d'après lui affine de la var. *regularior*; mais aux côtes radiaires plus nombreuses. La figure donnée par l'auteur (pl. 11, fig. 9) représente un fragment de VD provenant de Rosignano. Mais, à Turin, dans la collection Sacco, j'ai retrouvé ce fossile qui en réalité est un gros fragment bivalve répertorié BS 110 04 015. Sur l'étiquette l'accompagnant, la mention Rosignano a été barrée et remplacée par Colli torinesi. Roger (1939, p.33) en a fait une *Chlamys rotundata*. A mon avis, le nombre et l'aspect des

côtes radiaires montrent qu'il s'agit d'un fragment de *Flabellipecten* sp.

- Exemplaires figurés par Boni & Sacchi Vialli (1962) et appartenant aux collections de l'Istituto geologico de l'Università di Pavia :

Santuario di Crea: fragment de lumachelle (pl. 14, fig. 12) dont les individus sont difficiles à déterminer de façon fiable; Rosignano: 1 VG jeune adulte (vue externe, pl. 12, fig. 8; profil antérieur, pl. 11, fig. 9); Moletto: 1VG jeune adulte (vue externe, pl. 12, fig. 7; profil antérieur, pl. 11, fig. 8); 1 VG adulte (vue externe, pl. 12, fig. 1; profil antérieur, pl. 16, fig. 10); 1 VD adulte (vue externe, pl. 12, fig. 5; profil antérieur, pl. 11, fig. 5); 1 bivalve (vue externe VG, pl. 13, fig. 1; vue externe VD, pl. 13, fig. 3; vue dorsale, pl. 11, fig. 7; profil antérieur, pl. 11, fig. 6).

Remarque: Il semble y avoir des erreurs concernant l'échelle de certaines figures.

Collection Chiesa :

Moletto: 1^{er} niveau de l'unité supérieure de la séquence 2 (Bicchi *et al.*, 2006): 1 VD adulte; 2 spécimens bivalves adultes dont le spécimen figuré (Pl. V, fig. 5a-b) et un gros fragment bivalve; 2^e niveau: 4 spécimens bivalves adultes, à VG convexe, dont le spécimen figuré (Pl. V, fig. 7a-b).

En conclusion, il semblerait que les VG des spécimens italiens aient un nombre de côtes radiaires inférieur à celui des spécimens du bassin de Vence et de la vallée du Rhône [6 à 8, parfois même moins (Pl. V, fig. 8) au lieu de 11 à 13]. Toutefois, je note que Fontannes, 1880, p. 161, a signalé, à propos de *P. rotundatus* var. *dromica* du bassin de Crest, que «quelques valves gauches, fortement et largement aplaties vers le sommet et comptant un nombre moindre de côtes, tendent un peu vers certaines variétés du *Pecten tournali*». Quelques VG juvéniles de Fort-les-Coquilles permettent, semble-t-il, de comprendre la réduction du nombre de côtes radiaires chez les spécimens italiens. Ainsi la VG FSL 42176-5 (Pl. III, fig. 9) a 13 côtes réparties de la manière suivante, d'avant en arrière: 2 fines, 8 plus fortes, 3 fines. L'incorporation et la disparition des côtes les plus fines dans les bourrelets latéraux conduisent à un nombre réduit de côtes similaire à celui des spécimens italiens et de l'Éggenburgien d'Autriche (Pl. III, fig. 10). Or, d'après Lubet (1976), «le milieu exerce une action morphogénétique importante chez les Lamellibranches se traduisant par des variations parfois discrètes, parfois spectaculaires (accommodats) de la forme du test ou de son ornementation (épines, nombre de côtes)». Ceci pourrait s'appliquer aux spécimens italiens. Je remarque que les autres caractères morphologiques, taille adulte, aspect de la partie umbonale des valves gauches, sont ceux de certains morphes de l'espèce de Vence. D'autre part, Boni *et al.* (1967, p. 133) ont noté, à propos de l'espèce du Membre di Poggio de la Pietra di Finale, qu'elle devrait être rapprochée de *Chlamys subholgeri* Fontannes plutôt que de *Chlamys holgeri* Geinitz.

Je suis de cet avis, car à de rares exceptions près, les spécimens italiens, comme d'ailleurs *G. subholgeri*, ne montrent pas de C.D.P. caréné au sommet de leur VG comme *G. holgeri*, mais ont un sommet concave passant insensiblement à la convexité.

4.3.4. Affinités de *G. rotundatus* avec les autres espèces de *Gigantopecten*

Sacco (1897, p. 35), a noté les affinités existant entre la VD de *Macrochlamys tournali* et celle d'*O. rotundatus*. Nicolas (1897), à propos de *Pecten hemisphaericus* qu'il considère comme une variété de *rotundatus*, a fait lui aussi le rapprochement avec *P. tournali*. Notons toutefois que *Pecten hemisphaericus* Nicolas, 1897 apparaît comme un homonyme junior du *P. hemisphaericus* Phillips, 1836, du Carbonifère du Yorkshire et est donc invalide. Les spécimens rapportés à cette espèce par Nicolas (1897) et Joleaud (1907) sont des *Gigantopecten rotundatus* s.s. Boni & Sacchi Vialli (1962, p. 89) ont noté, eux aussi, à propos des spécimens de l'Italie nord-occidentale, qu'il existait des affinités entre *G. tournali* et *G. rotundatus*. Toutefois, comme Sacco avant eux, ils ont indiqué qu'une partie de leur matériel provenant du Santuario di Crea était mal conservée, mal dégagée de la roche encaissante, ce qui ne leur permettait pas de mettre en évidence les caractères propres aux valves gauches. La représentation qu'ils donnent d'un fragment de lumachelle à *G. rotundatus*? (pl. 14, fig. 12) illustre bien ce propos.

On peut noter aussi les affinités de certains adultes de *G. rotundatus* avec des adultes de *G. terebratulaeformis* (Pl. I, fig. 4) et de *G. zizinae* (Pl. I, fig. 7, Pl. II, fig. 5). Mais ces affinités sont encore plus frappantes en ce qui concerne les juvéniles des différentes espèces de *Gigantopecten*. C'est ainsi que l'on retrouve les mêmes morphes chez *G. holgeri* de l'Éggenburgien de Maissau, bassin de Vienne (Autriche) et, en France, chez *G. rotundatus* du Burdigalien de Clansayes, vallée du Rhône et chez *G. terebratulaeformis* du Burdigalien de Lespignan, Languedoc (Pl. III, figs 6 à 8).

Par contre les rapprochements faits avec *Flabellipecten solarium* par Sacco (1897, p. 54-55), Roger (1939, p. 3) et Mandic (2000, p. 148-149) me semblent injustifiés.

Remarque: Le genre *Flabellipecten* Sacco, 1897 n'est pas synonyme du genre *Pecten* (Müller, 1776) comme indiqué dans «The World Register of Marine Species» avec pour référence Dijkstra, 2014. Je n'ai pas trouvé cette dernière, mais je pense que cette synonymie relève d'une méconnaissance des caractéristiques génériques des genres *Pecten* et *Flabellipecten* et de leur évolution au cours du Néogène. Quant à moi, je me range à l'opinion de Waller (2006, p. 9, fig. 1.3.) plaçant les *Amussiopecten* Sacco, 1897 mis en synonymie par Depéret et Roman (1912, p. 106) avec *Flabellipecten* Sacco, 1897 dans la tribu des Amusiini comprenant les

genres *Euvola*, *Flabellipecten-Amussiopecten*, *Amusium* et qui est opposée à la tribu des Pectinini comprenant les genres *Pecten* et *Gigantopecten*.

5. RÉPARTITION CHRONOSTRATIGRAPHIQUE DE *G. ROTUNDATUS* (LAMARCK, 1819)

5.1. Controverse à propos de l'âge des pectinidés de la molasse inférieure de Vence

Traditionnellement, jusqu'à 1960, les couches basales à *G. rotundatus* de la molasse de Vence ont été attribuées au Burdigalien [Tournouër (1877), Fontannes (1880), Haug (1920), de Lapparent (1938), Roger (1939), Ginsburg & Mongin (1956), Ginsburg (1960), Bonifay *et al.*, 1970)]. Cependant, depuis Gohau & Veslin (1960), une polémique a vu le jour, différents auteurs attribuant ces couches à l'Aquitaniens [(carte géologique au 1/50 000^e, n° 972, Roquestéron, Ginsburg *et al.*, (1980); Odeboode (1978, 1982); Campredon & Gigot (1984); Demarcq (1984 et 1986); Ginsburg *et al.*, (1998)].

Les tenants de l'âge aquitaniens se basent sur la présence, dans les couches inférieures de Vence, de foraminifères, benthiques et planctoniques, caractéristiques; sur la présence, à Vence, de deux échinides irréguliers se trouvant aussi dans le «Massalien» de Carry-le-Rouet; sur l'existence de pectinidés pouvant appartenir à l'Aquitaniens et enfin, sur d'hypothétiques corrélations avec l'Aquitaniens italien.

5.1.1. Présence de foraminifères aquitaniens

La liste des foraminifères benthiques, fournie par Gohau & Veslin (1960, p. 767) pour les «marnes aquitaniens de Vence superposées à la molasse» (sic!), comporte un certain nombre d'espèces se retrouvant dans le Burdigalien d'Aquitaine et même de Suisse. Par contre, ces auteurs ne mentionnent pas de foraminifères planctoniques, notamment *Globigerinoides primordius* considéré comme marqueur de l'Aquitaniens. La coexistence des foraminifères cités dans les échantillons récoltés par ces deux auteurs ne suffit pas à justifier l'âge aquitaniens de ces marnes de Vence.

La liste donnée par Odéboodé (1982, p. 319) montre la même interprétation pour les foraminifères benthiques des marnes bleues, supposées aquitaniens par cet auteur et intercalées dans/ou superposées à la molasse, et dont apparemment le dépôt est postérieur à l'Aquitaniens. En ce qui concerne les foraminifères planctoniques cités par Odéboodé, seul *Globigerinoides primordius* pourrait, en théorie, justifier un âge aquitaniens pour ces marnes. Notons, toutefois, que Berger (1985, p. 49) signale cette espèce au milieu de la zone N5 de Blow, dans le Burdigalien inférieur de l'O.M.M. (molasse marine supérieure) de Suisse occidentale, que la notice de la carte géologique de Grasse-Cannes (2^e édition, 2013)

l'indique dans la Formation de Tournettes-sur-Loup (m1M) du Burdigalien inférieur avec *G. trilobus* et que Bicchi *et al.* (2006) la mentionnent comme fréquente dans l'échantillon 3189 du Burdigalien (fig. 2 et tabl. 3) de la coupe de Rosignano (Monferrato, Piémont) où se trouve aussi *G. trilobus*, qualifié de très commun dans cette même couche. De plus, Odéboodé remarque que *G. primordius* est très rare dans les marnes bleues alors que *G. trilobus* y est commun. Ginsburg *et al.* (1998) donnent aussi une liste des foraminifères, planctoniques et benthiques, récoltés dans ces mêmes marnes bleues. Encore une fois, seule, parmi les huit espèces citées, *Globigerinoides primordius* pourrait à la rigueur indiquer l'Aquitaniens. De plus, il semblerait que les marnes bleues décrites par Odéboodé puis par Ginsburg *et al.* (1998) ne soient pas équivalentes des marnes «aquitaniens» du vallon de Malvan étudiées par Gohau & Veslin, mais soient plus récentes. A l'heure actuelle, elles sont attribuées au Burdigalien et au Langhien (Courme & Dubar, 2011).

5.1.2. Présence de deux échinides irréguliers à Vence et à Carry-le-Rouet

Ginsburg *et al.* (1998) signalent, d'après Philippe *et al.* (1988), la présence, dans la molasse de Vence, de *Clypeaster martini* Desmoulin (1837) et *Clypeaster scillae* Desmoulin (1837) récoltés aussi dans la Formation de Carry (Bouches-du-Rhône) du «Massalien» ou Aquitaniens anté-stratotypique de Basse Provence. Ils en tirent argument pour attribuer ces couches de Vence à l'Aquitaniens. Plus tard, Philippe (1998) a donné la répartition chronostratigraphique de ces deux espèces d'échinides: Miocène inférieur et moyen pour la première et Miocène inférieur à supérieur pour la seconde. Ces données ne permettent en aucun cas d'affirmer que les couches de Vence contenant ces deux espèces appartiennent à l'Aquitaniens et à plus forte raison à l'hypothétique «Massalien». Les hypothèses de Gohau & Veslin, aussi bien que celles de Ginsburg *et al.*, sont en contradiction avec les observations de Demarcq (1984) qui a noté que les faunes d'invertébrés du Miocène inférieur des golfes varois sont biogéographiquement différentes de celles du Bas-Rhône et que la macrofaune n'est pas du tout la même entre Vence et Carry.

5.1.3. Existence de pectinidés pouvant appartenir à l'Aquitaniens

Gohau & Veslin citent dans «l'ensemble molasse-marnes», qu'ils attribuent à l'Aquitaniens, cinq espèces de pectinidés qui, d'après eux, sont toutes d'un âge antérieur à l'Helvétien (= Langhien-Serravallien, au sens de Depéret, 1893), ce qui ne signifie pas nécessairement un âge aquitaniens. Ces espèces sont :

- *Amusium denudatum* (Reuss, 1867). D'après Depéret & Roman (1928), ce pectinidé caractérise le deuxième étage méditerranéen d'Autriche et l'Helvétien du Piémont et de la Sardaigne. D'autre part, ce n'est pas un *Amusium s.s.* Actuellement, cette espèce est rapportée au genre *Lentipecten* Sowerby par différents auteurs dont Studencka (1999).
- *Amusium cristatum* (Bronn, 1827). Toujours d'après Depéret & Roman (1928), cette espèce caractérise surtout les marnes plaisanciennes et sahéliennes. Dans le sud-est de la France, elle a souvent été confondue avec l'espèce *Amusium badense* créée par Fontannes en 1881 pour une forme endémique de la Paratéthis. L'espèce rhodanienne, qui n'est pas *Amusium badense*, a été mise, pour partie, en synonymie avec *A. baranensis* (Almera & Bofill, 1897), du Burdigalien-Langhien, par Freneix *et al.* (1982).
- *Chlamys haueri* (Michelotti, 1847) que Gohau & Veslin affirment être aquitainien à Schio (Vicentin, Italie). Mongin (1962) réfute cette assertion et indique que les calcaires supérieurs à pectinidés de Schio, qui surmontent les couches glauconieuses à scutelles de l'Aquitainien, sont burdigaliens. Cette espèce a été incluse dans le genre *Cristatopecten* Bongrain & Cahuzac, 2004.
- *Flabellipecten guehardi* Depéret & Roman, 1912. Ces auteurs ont signalé qu'ils ne connaissaient cette espèce que du «Vindobonien» (= Miocène moyen) de Vence. La présence d'une crête épineuse bordant la ligne cardinale d'une VD récoltée par Courme dans les marnes bleues du Langhien de La Sine (bassin de Vence) permet d'attribuer cette espèce, dont seule la valve gauche était connue [cf. Depéret & Roman (1912, p. 158, pl. 23, fig. 4) et de Lapparent (1938, p. 139 et 173)], au genre *Cristatopecten* Bongrain & Cahuzac, 2004.
- *Chlamys praescabriuscula* (Fontannes, 1878). Gohau & Veslin citent cette espèce dans les couches de Schio considérées par eux comme oligo-aquitainiennes. Mais Mongin (1962) conteste ce point de vue et affirme que *Chlamys praescabriuscula* n'existe pas dans l'Oligocène italien, mais seulement dans le Burdigalien du domaine méditerranéen. Le plus étonnant est que, dans leur article, Gohau & Veslin ne citent pas *Pecten rotundatus* qui est l'espèce caractéristique de la molasse inférieure de Vence dans laquelle elle est abondante (cf. Courme & Dubar, 2011).
Ginsburg *et al.* (1998), d'après Ginsburg (1960), prennent aussi en compte les pectinidés suivants :
 - *Chlamys multistriata* (Poli, 1795). Cette espèce a été assignée par Waller (1993) au genre *Crassadoma* Bernard, 1988. J'adhère à ce point de vue qui utilise des arguments phylogénétiques pour la classification de ces Pectinidae et je rejette les comparaisons typologiques faites par Dijkstra & Goud (2002) et

ayant conduit ces auteurs à inclure cette espèce dans le genre *Talochlamys* Iredale (1929).

Roger (1939, p. 167) fait débiter cette espèce à la base du Burdigalien. Elle serait d'une longévité exceptionnelle, car elle existe encore actuellement en Atlantique et Méditerranée. Elle ne peut donc, en aucun cas, servir de marqueur stratigraphique.

- *Flabellipecten fraterculus* (Sowerby, in Smith, 1841). Les spécialistes des *Flabellipecten*, Depéret & Roman (1912) donnent, pour cette espèce, une répartition allant de la base du Burdigalien au Tortonien.
- *Chlamys northamptoni* (Michelotti, 1847). Ginsburg (1960, p. 19) signale la présence de «*Chl. northamptoni* var. *oblita*» dans la molasse burdigalienne de Vence sur le versant est du vallon des Costes (nord de Tourrettes-sur-Loup). D'après Courme & Dubar (2011), cet affleurement appartient à la Formation de Tourrettes datée du Burdigalien inférieur, m1M. Pour Ginsburg *et al.* (1998), ce pectinidé est inconnu dans le bassin du Rhône, mais fréquent dans l'Aquitainien Italien. Contrairement à cette affirmation, cette espèce existe bien, en relative abondance, dans le Burdigalien de la vallée du Rhône : bassins d'Apt [Viens et Ménerbes, Roger (1939); plateau des Courennes, Philippe (1972) et coll. M.H.N.L.; coll. de Brun, A.M.U.]; bassins de Forcalquier (Reillanne-Céreste, coll. U.C.B.L1 et P.N.R.L.) et d'Avignon [Les Angles (Mongin, 1958, p. 222 et coll. de Brun A.M.U.)]; Languedoc (Roger, 1939, Mongin, 1952). D'autre part, elle est abondante en Corse dans les falaises burdigaliennes de Bonifacio où elle a été décrite en tant que *Pecten bonifaciensis* par Locard (1877).
Pour l'Italie, Sacco (1897) la cite dans l'Aquitainien d'Acqui. Or les couches d'Acqui ont été rapportées au Burdigalien inférieur par Trabucco (1908), Lorenz (1967) et Gelati (1969).
- *Chlamys rotundata*. En ce qui la concerne, Ginsburg *et al.* (1998) notent que cette espèce est totalement inconnue dans le bassin du Rhône, mais abondamment (sic!) représentée dans l'Aquitainien d'Italie du Nord. Ceci est inexact : *G. rotundatus* existe bien, au Burdigalien supérieur dans la vallée du Rhône (cf. ci-dessous : § 6. Paléobiogéographie), mais ne se trouve pas dans l'Aquitainien s. s. piémontais.

De cette revue bibliographique, il ressort que ces différents auteurs partant, d'une part, de l'idée préconçue que la molasse inférieure de Vence était contemporaine, d'après eux, du «Massalien» des Bouches-du-Rhône et de l'«Aquitainien piémontais», et se basant, d'autre part, sur des données paléontologiques anciennes non réactualisées, n'ont pas envisagé la répartition chronostratigraphique des espèces citées et n'ont pas pris en compte les travaux des spécialistes des Pectinidae faisant autorité.

Il est à remarquer que Roger (1939, p. 11) avait indiqué, à propos de *G. rotundatus*, que la molasse de Vence était

l'équivalent des sables de Gauderndorf (bassin de Vienne, Autriche) qu'il attribuait au Burdigalien moyen, mais qui sont reconnus, actuellement, par les paléontologistes de la Paratéthys (cf. Steininger & Senès, 1971) comme étant eggenburgiens, c'est-à-dire appartenant au Burdigalien inférieur.

5.1.4. Hypothétiques corrélations avec l'«Aquitaniano» italien

Ginsburg *et al.* (1998) notent les affinités paléontologiques de la molasse de Vence avec les gisements aquitaniens de l'Italie septentrionale. Pour cela ils s'appuient sur Depéret & Roman (1912 et non 1902) et de Lapparent (1938). Or ces trois auteurs n'ont aucunement fait référence à l'Aquitanien dans leurs commentaires.

Cependant, se basant sur les répartitions stratigraphique et paléogéographique données par Sacco (1897), des espèces *Chlamys northamptoni* et surtout *Oopecten rotundatus*, Ginsburg *et al.* considèrent «l'Aquitanien» de Vence comme l'extrême avancée vers l'ouest du bassin padan. Or, *G. rotundatus* n'existe pas dans l'Aquitanien italien. Sacco le cite dans l'«Aquitaniano» du Santuario di Crea (Monferrato oriental) et dans le «Langhiano» du même gisement, mais il est maintenant reconnu que la stratigraphie du Miocène italien utilisée par Sacco a beaucoup évolué depuis la seconde partie du 20^e siècle. Ainsi, ce que cet auteur considérait comme de l'Aquitaniano peut englober des gisements d'âge Oligocène supérieur à Burdigalien. De même, l'étage Langhiano utilisé par Sacco est aujourd'hui assimilé à du Burdigalien. La figure 14 de la pl. XV donnée par cet auteur représente une VD de *G. rotundatus* provenant du Santuario di Crea, mais il n'est aucunement spécifié qu'elle provient de l'Aquitanien de ce gisement. Or, Faletti (1994, p. 274) signale, dans la succession oligomiocène du Monferrato oriental, l'existence d'une discordance du Burdigalien sur l'Aquitanien (non notée par Sacco), accompagnée d'une lacune stratigraphique de plus ou moins grande ampleur dans tout le secteur étudié. Ces phénomènes sont illustrés par la fig. 2, p. 274, donnée par Faletti. Cette figure comporte, notamment, une coupe stratigraphique du Santuario di Crea qui invalide la localisation de *G. rotundatus*, faite par Sacco, dans l'Aquitanien.

De même, l'«Aquitaniano» de Finale dans le golfe de Gênes (Ligurie) a été daté du Burdigalien inférieur par Lorenz (1962). Cet auteur fait à ce propos une remarque très intéressante : «La formation de Finale est, en effet, le seul témoin de cet âge dans le golfe de Gênes et l'affleurement de terrains contemporains le plus proche est celui de Vence, en France, avec lequel Rovereto (1939) avait déjà établi une comparaison». Or ces couches de Finale contiennent un grand pectinidé, *Pecten finalensis* Issel, 1886, qui a été mis en synonymie avec *Oopecten*

rotundatus par Sacco lui-même (1897 et 1920). Notons que cet auteur a, en 1920, attribué ces mêmes couches de Finale à «l'Elveziano», c'est-à-dire au Burdigalien.

5.2. Données complémentaires récentes

Une étude de Besson (2005), basée sur la stratigraphie séquentielle, a mis en évidence, dans le bassin rhodano-provençal, l'existence de paléo-vallées creusées au cours du Miocène. L'auteur indique que deux grandes phases d'érosion fluviale ont été caractérisées : la première entre l'Aquitanien et le Burdigalien inférieur et la seconde entre le Burdigalien terminal et le Langhien. L'auteur n'a pas fait une étude détaillée du bassin de Vence, mais, cependant, fig. 90 (annexes, p. 35), il a placé, dans sa colonne stratigraphique, trois gisements de cette région, situés à Tourrettes-sur-Loup, le premier à la base de la séquence S1 (Burdigalien inférieur), le second au sommet de cette même séquence et le troisième à la base de la séquence S2 (Burdigalien supérieur). Dans la séquence S1, il relève, entre autres, la présence de *G. trilobus* et *G. praebulloides* mais ne cite pas *G. primordius*.

Remarque : Lorsqu'en 1982 Odébodé a publié ses observations sur le bassin de Vence, il ignorait le concept des paléo-vallées déduit d'observations dans le Burdigalien de la vallée du Rhône et formalisé par Besson *et al.* (2005). Ce concept conduit à donner une nouvelle interprétation de la figure 3 (1982, p. 316) d'Odébodé. On voit sur la partie droite, le remplissage au Langhien d'une paléo-vallée creusée au Burdigalien supérieur dans la molasse calcaire du Burdigalien inférieur et moyen et dont seule la moitié a été représentée. La colonne de droite indiquant les âges doit être révisée et se lire de bas en haut : Lower Molasse = Burdigalien ; Marly Formation = Burdigalien ; Algal Limestone = Serravallien et Upper Molasse = Tortonien. On constate alors que l'Aquitanien n'est pas présent sur ce croquis qui peut être comparé à celui donné par Besson (fig. 90, annexes p. 35).

Besson indique aussi la présence d'Aquitanien, «préservé en dessous d'un chevauchement», à la base des dépôts miocènes visibles sur la coupe de Tourrettes-sur-Loup. Ceci pourrait confirmer l'existence d'Aquitanien signalée par Gohau & Veslin dans le ravin de Malvan, proche de Tourrettes, à l'ouest de Vence. De l'Aquitanien marin aurait donc été déposé dans le bassin de Vence, mais il a pu être démantelé par le creusement de paléo-vallées au cours de la séquence S1 ainsi que par les effets de la tectonique locale et ne subsister qu'en de rares endroits très localisés. Ces traces plus ou moins ponctuelles d'Aquitanien n'autorisent pas à nier l'âge burdigalien des couches molassiques les surmontant et n'implique en rien la présence de *G. rotundatus* dans cet Aquitanien.

6. PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

6.1. Distribution de *G. rotundatus* Lamarck

G. rotundatus semble localisé dans la partie orientale de la Téthys (vallée du Rhône, bassin de Vence, Italie, Grèce ?, Turquie ? Iran ?, Cyrénaïque ?).

France (Figs 1, 2, 3)

Burdigalien inférieur S1a

- Bassin de Vence (Alpes-Maritimes) (cf. ci-dessus, contexte géologique et Fig. 1) : Tourrettes-sur-Loup, Plan Bouisson, La Sine, La Camassade, Bilbiro, Notre-Dame-des-Fleurs, Vence, Saint-Jeannet, Le Seren, Le Broc [d'après Ginsburg (1960) et Courme & Dubar (2011)].
- Bassin de Digne (Alpes-de-Haute-Provence (Fig. 3) : d'aval en amont de la vallée du Vanson (entre l'Escal et Volonne, Sourribes, Beaudument, La Forest, Abros, Saint-Geniez); à l'est d'Auribeau, aux environs de Tanaron [d'après Kilian (1888) et de Lapparent (1938)].
- Bassin de Forcalquier (Alpes-de-Haute-Provence) : Saint-Michel.

Burdigalien supérieur S2

- Bassin de Crest (Drôme) : représentée par le morphe *dromica*, l'espèce se trouve à Fort-les-Coquilles (Grane), Autichamp, Auriples, Divajeu, La-Baume-Cornillane, Barcelonne, le plus souvent sous forme de lumachelles.
- Bassin de Faucon–Mollans–Malaucène (Vaucluse) : rives de l'Ouvèze d'après Demarcq (1970, p. 115 à 123).
- Chaînon de la Trévaresse (Bouches-du-Rhône) : La Pile-Saint-Cannat d'après Collot (1912) et Mongin (1963).

- Golfe de Basse-Provence (Vaucluse et Gard) : il a été récolté dans le bassin d'Avignon (Les Angles, d'après Nicolas (1897) et Joleaud (1907) et celui d'Apt (Lacoste, coll. Lacombe); dans le vallon de Courthezon, près de Fontvieille (d'après Babinot & Catzigras, 1965); dans le bassin de Sommières [Mus Le Ternas, Sommières, coll. Chavan (M.R.H.N.B.)].
- Corse : un exemplaire bivalve de la coll. Deshayes (U.C.B.L1, FSL 42171), étiqueté simplement « Corse », provient vraisemblablement du Burdigalien de Saint-Florent.

Italie (Fig. 4) : cf. détails § 4.2.2.

L'espèce a été récoltée dans le Burdigalien inférieur de la « Pietra di Finale » (Ligurie), d'Acqui (Haut Monferrato), de la Collina di Torino (Termofourà, Schiolze) dans le Burdigalien inférieur à supérieur de la Pietra da Cantoni du Monferrato oriental (Santuario di Crea, Vignale, Rosignano, Moletto, Terrugia, Tombe Casale).

Spécimens en mauvais état de conservation et aux déterminations incertaines :

Sud-est de la Téthys (Grèce, Turquie, Iran)

En 2000, Mandic (p. 153; pl. 25, figs 1-7; pl. 26, figs 1-7; pl. 27, figs 1-2) a créé, sous le nom d'*Oopecten rotundatus inoiensis*, une sous-espèce d'*O. rotundatus*, la localité type étant Inoi (Burdigalien supérieur du nord de la Grèce). Je remarque que les caractères morphologiques des VG des individus figurés [nombre de côtes radiales (11-12), dépression umbonale] entrent dans l'amplitude de variation de *G. rotundatus s.s.* Toutefois l'auteur signale que le matériel récolté est fragmentaire et difficile à extraire du sédiment. Cette découverte, si la détermination était confirmée, élargirait l'aire de répartition de *G. rotundatus* vers le sud-est de

Planche I

Gigantopecten rotundatus (Lamarck, 1819) : valves gauches

Fig. 1 : Lectotype, individu adulte, morphe 1 ? (MHNG, n° 45994, coll. Lamarck, pro parte), Vence (Alpes-Maritimes). 1a : VG ; vue externe (cette figure a été réalisée à partir d'un cliché numérique couleur pris par L. Cavin du MHNG) ; 1b : étiquette originale de la main de Lamarck .

Fig. 2 : Individu adulte, morphe 1, vue externe (UCBL1, FSL 29219, coll. Types et Figurés), Notre-Dame-des-Fleurs (Alpes-Maritimes).

Fig. 3 : Individu juvénile, morphe 1, vue externe (UCBL1, FSL 42163, coll. Guebhard), Vence.

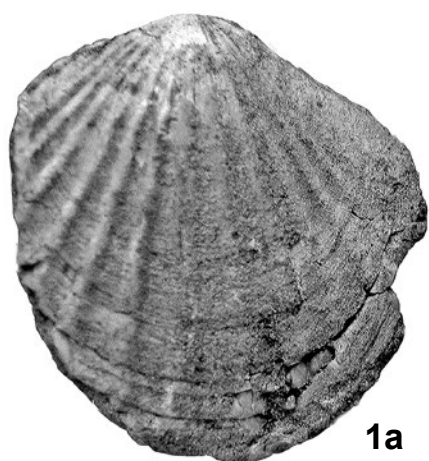
Fig. 4 : Individu adulte, morphe 1, vue externe (UCBL1, FSL 42170, coll. générale), Vence.

Fig. 5 : Individu adulte, morphe 1, vue externe (UCBL1, FSL 42162, coll. générale), Vence.

Fig. 6 : Individu adulte, morphe 3, vue externe (UCBL1, FSL 42171, coll. Deshayes), Corse, Saint-Florent ?

Fig. 7 : Individu adulte, morphe 2 (UCBL1, FSL 42164, coll. Guebhard), Notre-Dame-des-Fleurs. 7 a : vue externe ; 7b : vue dorsale. Barre d'échelle : 2 cm.

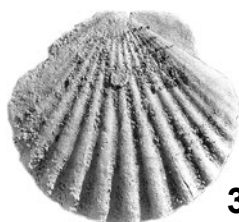
Sauf ceux des Pl. I, fig. 1 et Pl. II, fig. 3, les clichés des cinq planches ont été réalisés par l'auteur.



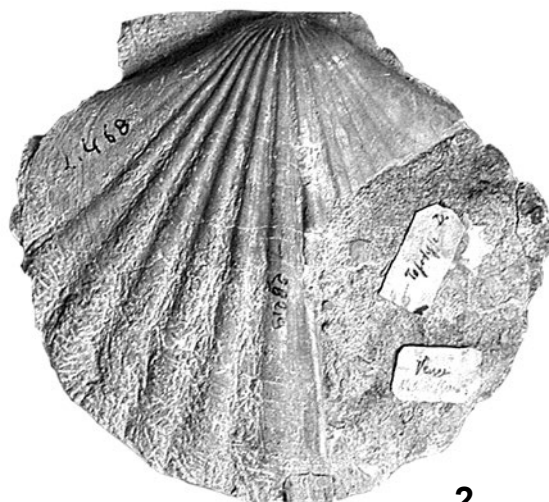
1a

peigne arrondi.
pecten rotundatus.

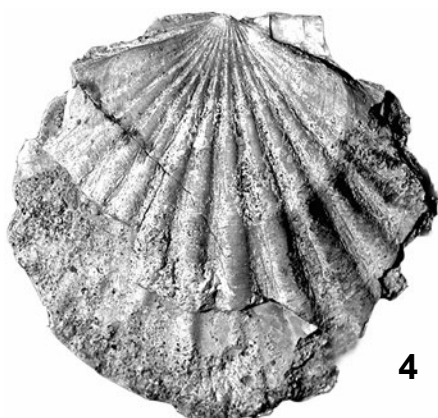
1b



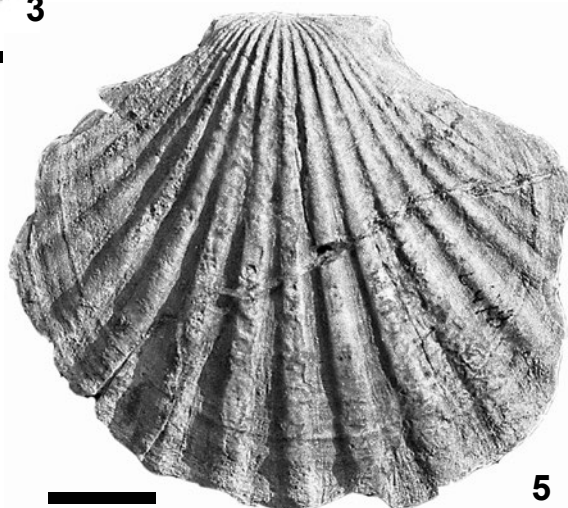
3



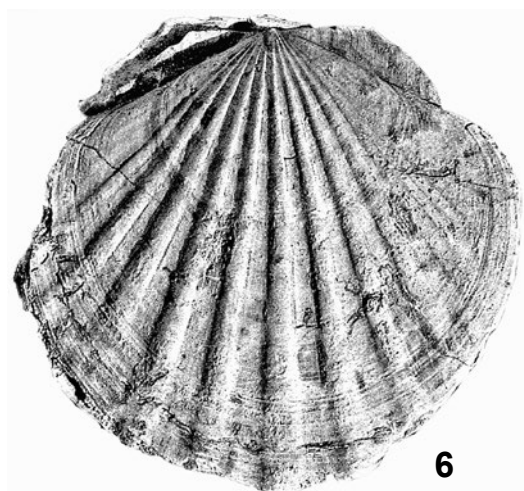
2



4



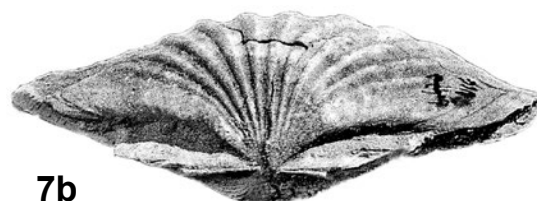
5



6



7a



7b

la Tethys et pourrait servir de jalon entre les spécimens franco-piémontais, ceux de Turquie de la région de Sivas (Stchepinsky, 1946) et les «*Pecten*» d'Iran décrits par Fuchs (1879) et appartenant, d'après Roger (1939) et Mandic (2000), au genre *Oopecten* et pour lesquels une révision sérieuse s'impose.

Cyrénaïque :

Newton (1911) cite *Oopecten rotundatus* en faisant référence au travail de Fuchs (1879) sur les *Oopecten* de Perse. L'illustration (pl. 44, fig. 3) qu'il donne d'une VD ? au sommet très érodé ne permet pas une détermination spécifique.

Paratéthis

- *Slovaquie* : Vanova (1959, p.178) et Baldi (1986, p.50) ont cité *Chlamys rotundata* dans la formation de Bretka (Slovaquie du Sud), attribuée à l'Egerien par le premier auteur et à l'Eggenburgien par le second. Les figures données par Vanova (pl. 20, fig. 15 et pl. 21, figs 16 à 18) montrent des individus incomplets et mal conservés qui ne permettent pas de faire des comparaisons valides avec l'espèce de la région de Vence. Mandic (2000), bien qu'il les donne comme étant des *Oopecten*, note que leur état de conservation ne permet pas de les déterminer de façon fiable au niveau spécifique. L'étude d'un matériel abondant et mieux conservé devrait permettre de lever cette ambiguïté.
- *Caucase* : Newton (1900) cite des spécimens de la région du lac Urmi (Caucase) sous le nom de *Chlamys rotundata* (Lamarck). L'illustration de cette espèce (pl. 29, fig. 1) montre une VD à la partie supérieure très endommagée. De ce fait il est difficile d'admettre cette détermination. Cependant, la proximité relative du lac Urmi avec la Perse peut, à la rigueur, permettre un rapprochement avec l'«*Oopecten rotundatus*» décrit et figuré par Fuchs (1879).

6.2. Discussion (Figs 6 et 7)

Pour expliquer la répartition de *G. rotundatus* au Burdigalien il faut, me semble-t-il, se référer à la paléogéographie initiée par la rotation du bloc corso-sarde qui a conduit, au cours du Miocène inférieur, à l'ouverture du détroit ligure. Ainsi, à l'Aquitaniens et au Burdigalien basal et inférieur, il n'existait pas de communication entre le bassin de Vence et la vallée du Rhône (Fig. 6). Par contre, à cette époque, la région de Vence était en relation, comme indiqué par Demarcq (1986), avec la Ligurie et le Piémont par le seuil de Genova-Alessandria. Ainsi peut s'expliquer la répartition de *G. rotundatus*, de Vence au Santuario di Crea, Vignale, Rosignano et Moletto dans le Monferrato, en passant par Finale et Acqui. Au Burdigalien moyen l'ouverture du détroit ligure n'était pas complète et la communication entre la vallée du Rhône et les bassins de Vence et du Piémont n'existait pas encore. Au Burdigalien supérieur, le bloc corso-sarde étant complètement séparé de la région provençale (Fig. 7), des communications ont pu s'établir entre ces différentes régions d'une part et le bassin de Saint-Florent (Corse du Nord) d'autre part. Notons aussi la présence, dans le bassin de Digne, de dépôts marins aquitaniens indiqués par Besson (2005). A ce propos, l'auteur (p. 315-316 et fig. 5-102) pose le problème de la connexion, à cette période, du bassin de Digne avec la mer ouverte. Il note que «la très faible distance et les très nombreux chevauchements entre le golfe de Digne et le golfe de Vence, laissent supposer l'existence d'un sillon marin aquitaniens aujourd'hui masqué par les chevauchements et les érosions successives» débouchant alors dans le golfe ligure. Déjà en 1998, Ginsburg *et al.* avaient envisagé cette hypothèse lorsqu'ils indiquaient que le domaine aquitaniens marin de Digne, considéré jusqu'à présent comme une dépendance de la mer rhodanienne, pouvait être envisagé comme en communication directe avec le bassin du Pô. La figure sommaire qu'ils ont donnée (fig. 3, p. 236) illustre cette hypothèse.

Planche II

Gigantopecten rotundatus (Lamarck, 1819) : valves gauches (fin)

Fig. 1 : Fragment de lumachelle à *G. rotundatus* (UCBL1, FSL 42161, coll. générale), Vence.

Fig. 2 : Individu adulte, morphe 3, vue externe (MHNA, MR 3.000.606, coll. Châtelet), Vence.

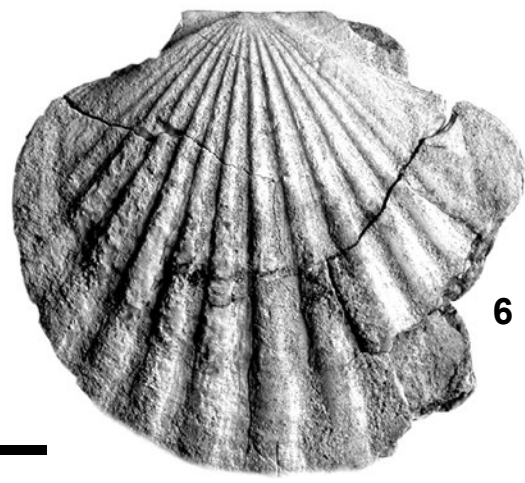
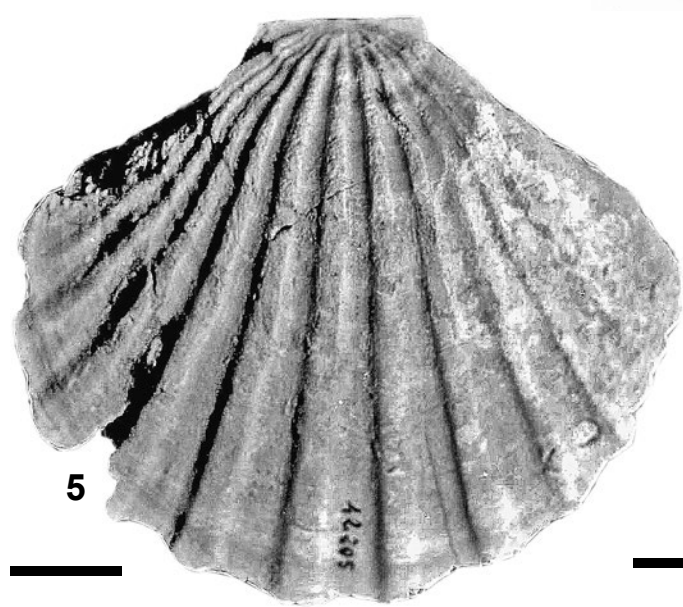
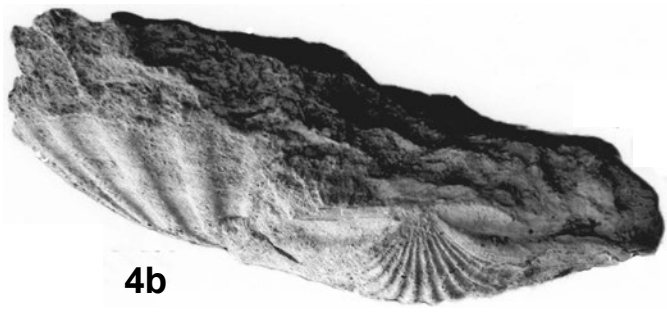
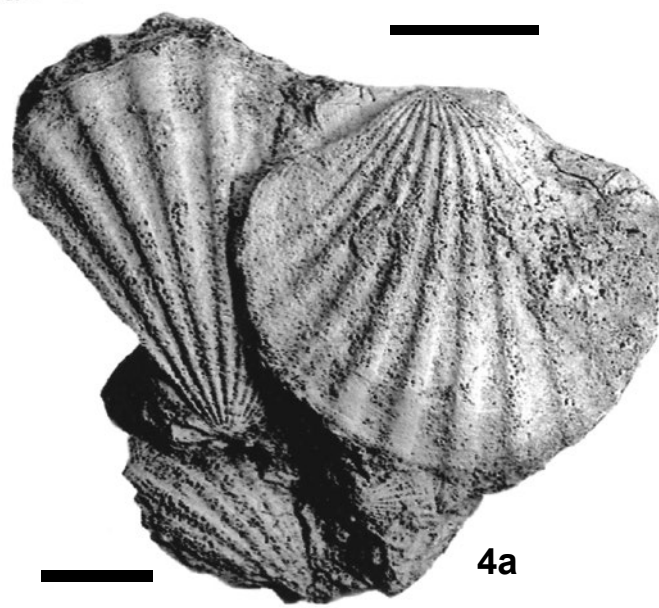
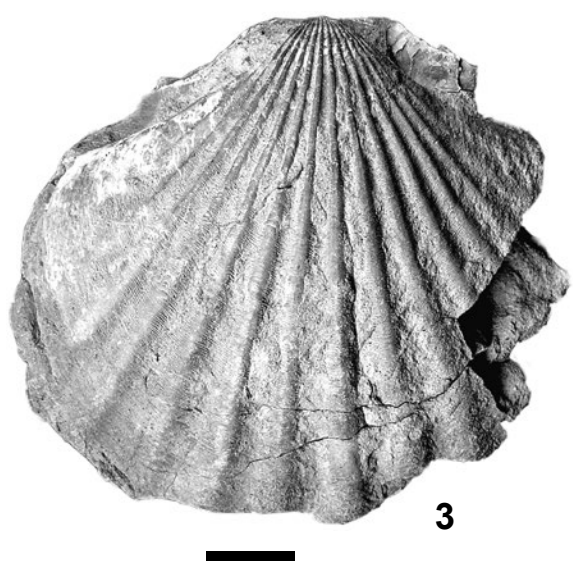
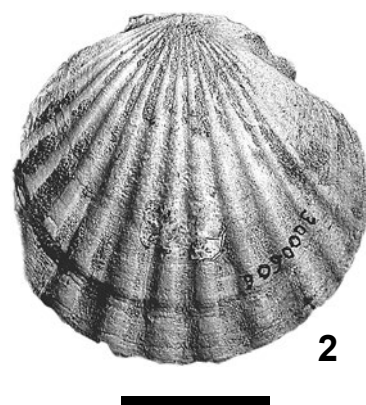
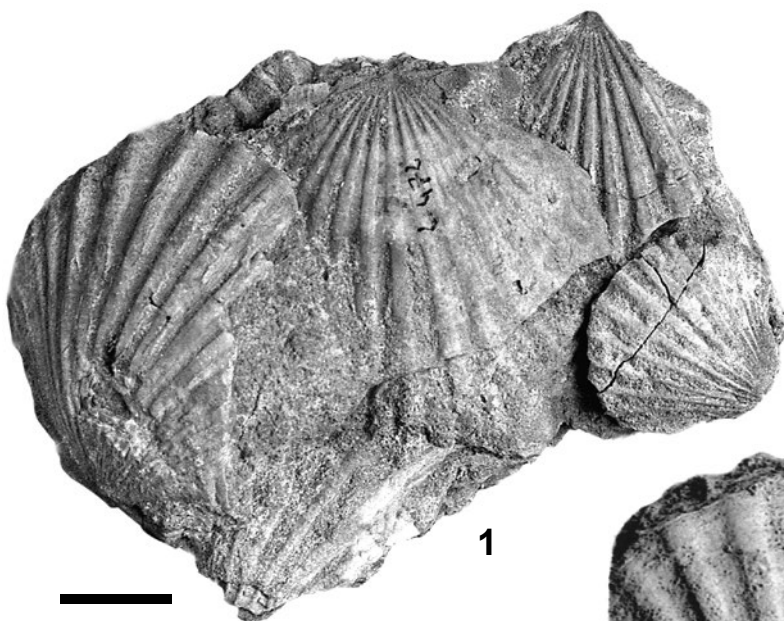
Fig. 3 : Individu adulte, morphe 2, vue externe (IDUGr, coll. Kilian), Beaudument, bassin de Digne, Burdigalien inférieur. Cliché E. Robert.

Fig. 4 : Fragment de lumachelle à *G. rotundatus* (coll. M.D. Courme), Plan Bouisson, près de Tournettes-sur-Loup (Alpes-Maritimes); Burdigalien inférieur, m1cg. a : vue du dessus; b : vue de profil.

Fig. 5 : Individu adulte, morphe 2, vue externe (UCBL1, FSL 42205, coll. générale); Le Ternas, bassin de Sommières, Burdigalien supérieur.

Fig. 6 : Individu adulte, morphe 3, vue externe (coll. M.D. COURME); Plan Bouisson, près de Tournettes-sur-Loup, Burdigalien inférieur, m1cg.

Barre d'échelle: 2 cm.



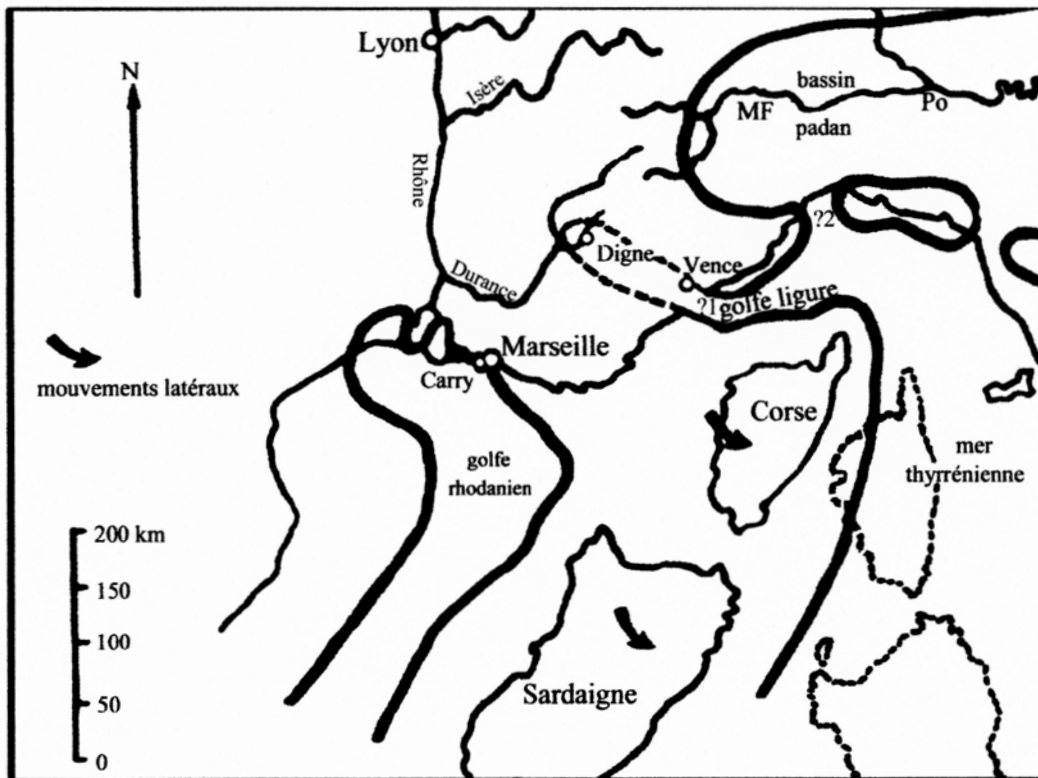


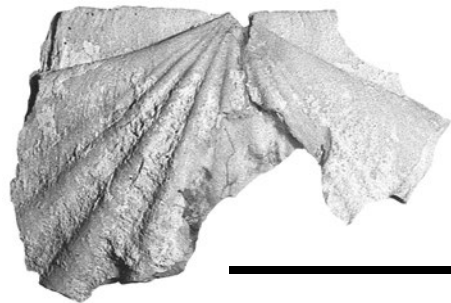
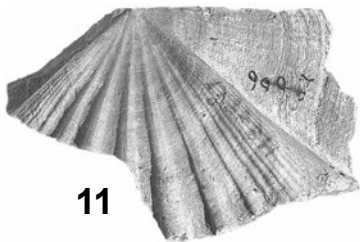
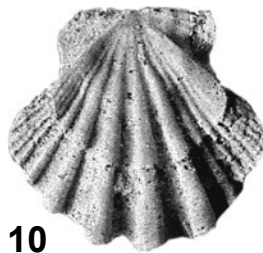
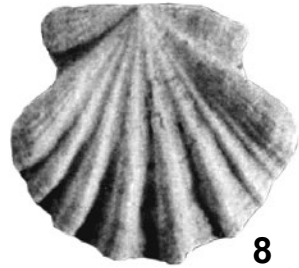
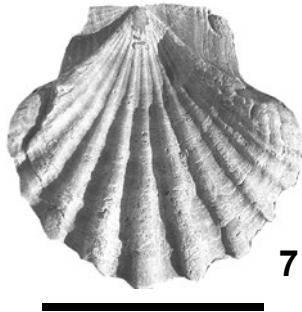
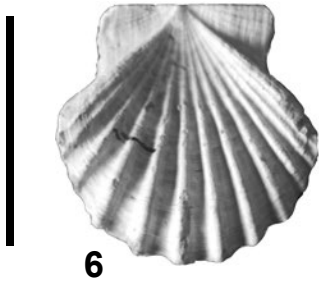
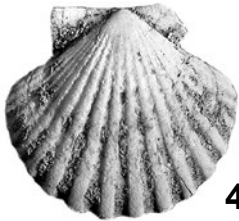
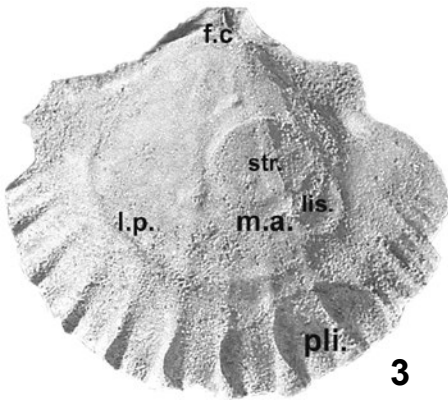
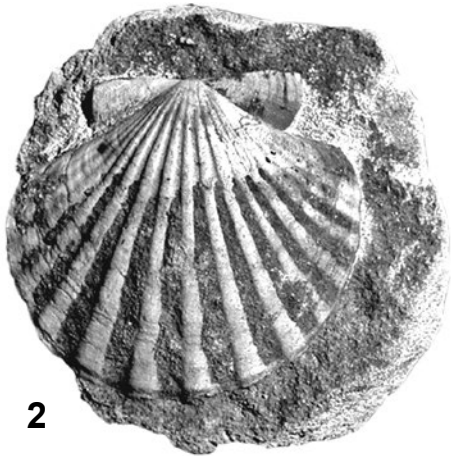
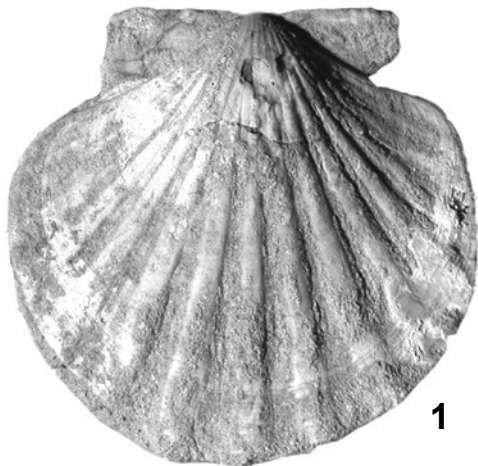
Fig. 6: Paléogéographie du SE de la France et de l'Italie nord-occidentale à l'Aquitanien et au Burdigalien inférieur (d'après Demarcq, 1986, fig. 1, p. 80, modifiée). MF: Monferrato; ?₁: seuil de Vence; ?₂: seuil de Genova-Alessandria.

Planche III

Gigantopecten rotundatus (Lamarck, 1819): VD (figs 1 à 5) et
VG d'individus juvéniles de différentes espèces de *Gigantopecten* (figs 6 à 13)

- Fig. 1: Individu adulte, VD, vue externe (MHNL, coll. Philippe), La Beaume, Tourrettes-sur-Loup (Alpes-Maritimes).
 Fig. 2: Individu adulte, VD, vue externe (IGAL, coll. générale), Vence.
 Fig. 3: Individu adulte, VD, face interne (MNHN, coll. Cossmann), Vence; f.c.: fossette Chondrophore; m.a.: muscle adducteur (str.: partie striée; lis.: partie lisse); l.p.: ligne palléale; pli.: plicae.
 Fig. 4: Individu juvénile, VD, vue externe (IGAL, coll. générale), route de Tourrettes-sur-Loup à Vence.
 Fig. 5: Individu adulte, VD, vue externe (UBx1, coll. générale), Tourrettes-sur-Loup, étiqueté comme *Chlamys northamptoni* Michelotti). A noter le faible développement de l'oreille antérieure.
 Figs 6 à 10: Comparaison des VG juvéniles appartenant à différentes espèces de *Gigantopecten* burdigaliens.
 Fig. 6: *G. terebratulaeformis* (de Serres) de la région type (Lespignan, Hérault, Languedoc, SE France), coll. Bongrain.
 Fig. 7: *G. rotundatus* (Lamarck) morphe *terebratulaeformis* (FSL 42223-1), Clansayes (Drôme, vallée du Rhône).
 Fig. 8: *Macrochlamys holgeri* (Geinitz) var. *inaequicostata* Schaffer, Maissau, bassin de Vienne, Autriche (coll. Schaffer, Musée Krauletz, Eggenburg).
 Fig. 9: *G. rotundatus* (Lamarck) morphe *dromica* (FSL 42176-5), Fort-les-Coquilles (Drôme, vallée du Rhône).
 Fig. 10: *G. holgeri* (Geinitz), Kühnring, bassin de Vienne, Autriche (coll. Schaffer, Musée Krauletz, Eggenburg).
 Fig. 11: Sommet d'une VG adulte de *G. holgeri* morphe *subholgeri*, Maissau (coll. UCBL1, FSL 42290).
 Fig. 12: Sommet d'une VG adulte de *G. holgeri* (Geinitz) var. *regularior* Sacco, Rosignano, Monferrato oriental, Italie (coll. Sacco, BS 110 04 111).

Barre d'échelle: 2 cm.



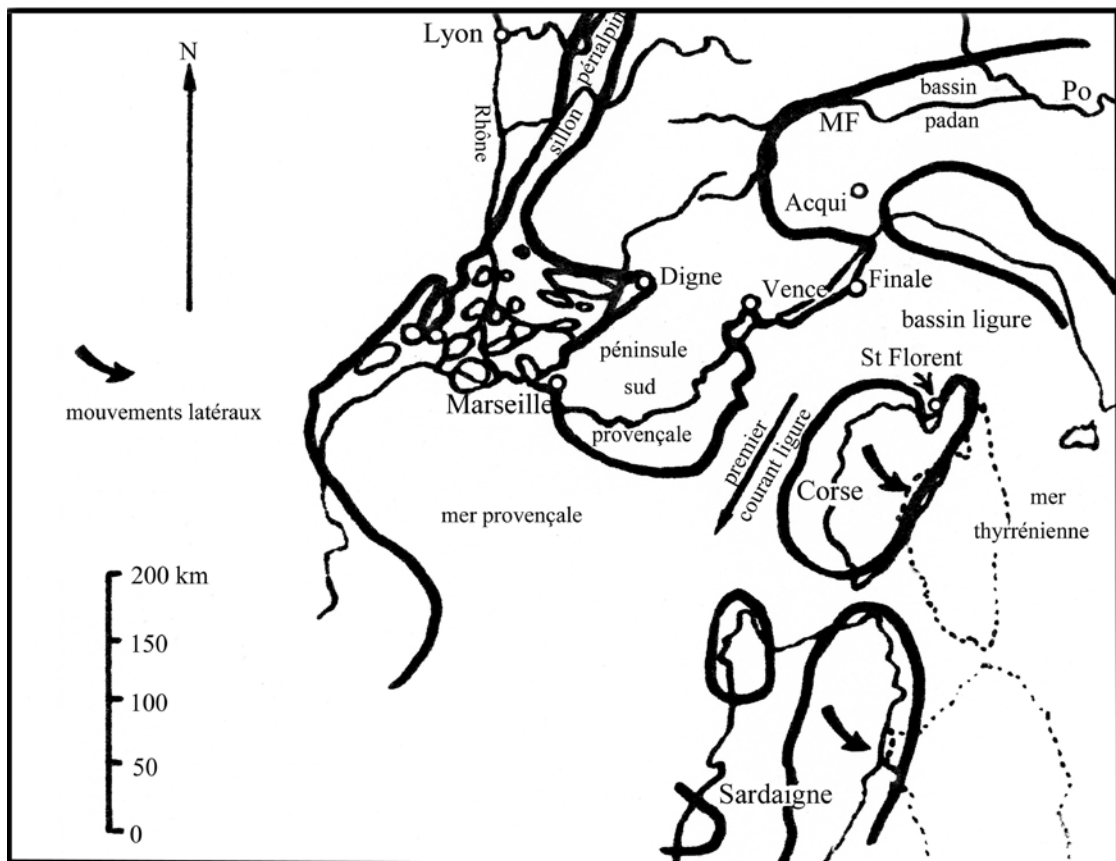
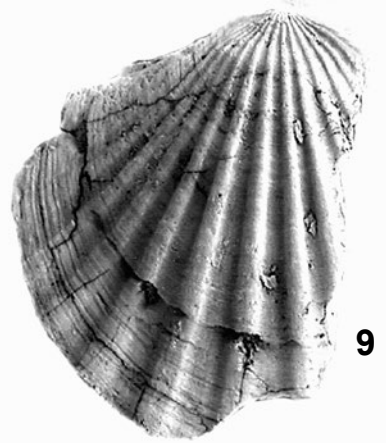
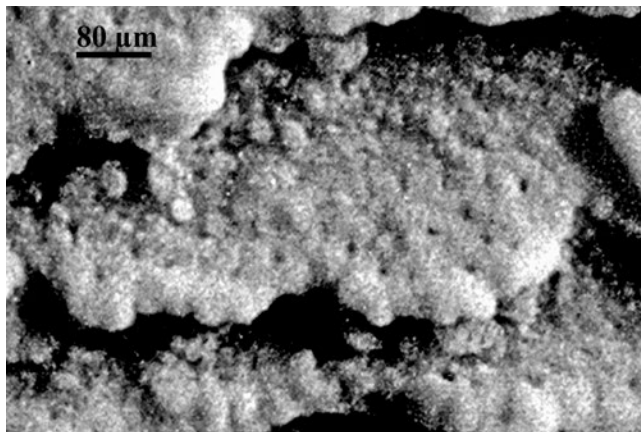
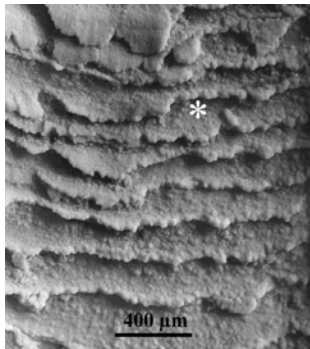
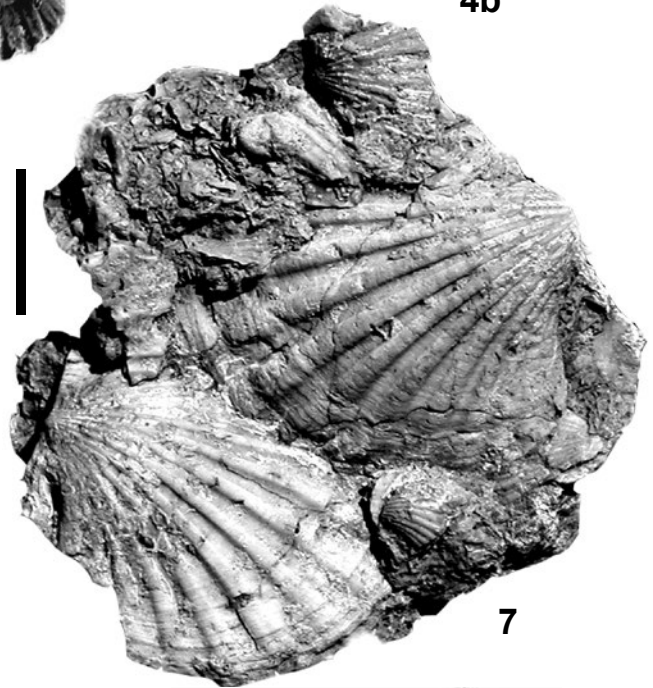
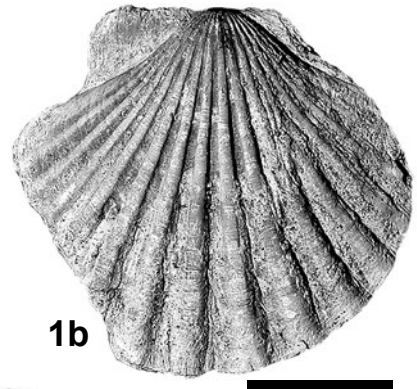
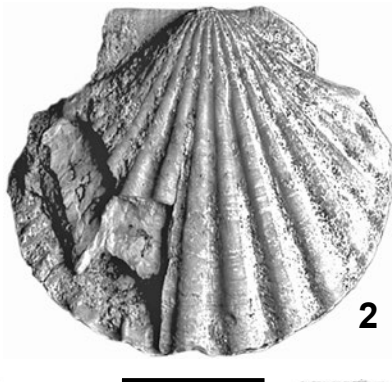
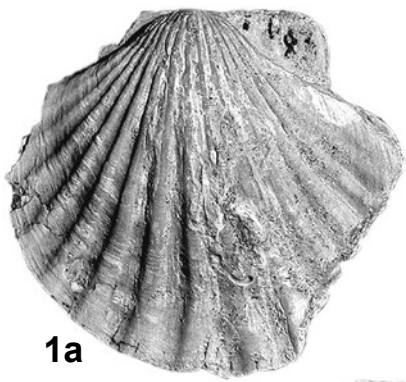


Fig. 7: Paléogéographie du SE de la France et de l'Italie nord-occidentale au Burdigalien moyen et supérieur (d'après Demarcq, 1986, fig. 2, p. 81, modifiée). MF: Monferrato.

Planche IV

Gigantopecten rotundatus (Lamarck) morphe *dromica* (Fontannes, 1880)

- Fig. 1: Jeune adulte bivalve, morphe 3 (UCBL1, FSL 42172, coll. générale), Grane (Fort-les-Coquilles, Drôme), bassin de Crest, base du Burdigalien supérieur. a: VG, vue externe; b: VD, vue externe.
- Fig. 2: Jeune adulte, VD vue externe (UCBL1, FSL 42169, coll. générale), Grane (Fort-les-Coquilles).
- Fig. 3: VD juvénile (coll. Bongrain), Grane (Fort-les-Coquilles). a: vue externe; b: vue interne.
- Fig. 4: VG juvénile, morphe 1 (UCBL1, FSL 42223, coll. générale), Clansayes (Drôme), bassin de Valréas, Burdigalien. a: vue externe, b: vue interne.
- Fig. 5: VG adulte, morphe 2, vue externe (UCBL1, FSL 42174, coll. générale), Grane (Fort-les-Coquilles).
- Fig. 6: VG juvénile, morphe 1, vue externe (coll. Bongrain), Grane (Fort-les-Coquilles).
- Fig. 7: Fragment de lumachelle (UCBL1, FSL 42169, coll. générale), Grane (Fort-les-Coquilles).
- Fig. 8: Lamelles commarginales de croissance perforées prises sur une VG d'un jeune adulte (UCBL1, coll. générale), Grane (Fort-les-Coquilles); a: ensemble de plusieurs lamelles dirigées vers le bord palléal; b: grossissement de la lamelle marquée d'une étoile blanche sur le cliché précédent et montrant les pores traversant les lamelles.
- Fig. 9: VG adulte, morphe 2, vue externe (coll. Bongrain), Grane (Fort-les-Coquilles).
- Barre d'échelle: 2 cm; excepté fig. 8a: 1 cm = 400 µm et fig. 8b: 1 cm = 80 µm.



8b

Pour compléter les hypothèses de Ginsburg *et al.* et de Besson, je suggère que cette communication du bassin de Digne avec le golfe ligure aurait pu se prolonger au-delà de l'Aquitainien jusque dans le Burdigalien basal et inférieur. Cela expliquerait l'abondance, sous forme de lumachelles, de *G. rotundatus* que Kilian (1888) et de Lapparent (1938) ont signalée dans le bassin de Digne dans la molasse grise argilo-sableuse du Burdigalien inférieur à *Anomia costata* Brocchi, 1814 et *Scutella paulensis* Agassiz, 1841, contemporaine de la molasse basale de Vence. D'autre part, la communication ayant été rompue au Burdigalien moyen entre les bassins de Vence et de Digne, ce dernier s'est ouvert, durant la séquence S1b, sur le couloir rhodanien, par le bassin de la Durance via «la ria Cucuron-Mirabeau-Pierrevert-Digne» (Besson, 2005, p. 317), et a pu alimenter ce dernier en *G. rotundatus*.

7. CONCLUSION GÉNÉRALE

De cette étude, il ressort que l'espèce *Pecten rotundatus* Lamarck doit être attribuée au genre *Gigantopecten* (Rovereto). Il faut toutefois lui trouver une place à l'intérieur de ce dernier.

En effet, le genre *Gigantopecten* comprend une douzaine d'espèces qui, par leur développement ontogénique et les caractéristiques morphologiques qui en découlent, peuvent être regroupées en trois ensembles distincts (cf. Bongrain, 1992), mais montrant entre eux des affinités et des termes de passage (étude en cours). Le problème est d'autant plus compliqué que les évolutions de ces ensembles ont eu lieu de façon itérative à partir de foyers bien localisés et indépendants. Les VD de

toutes les espèces ont, comme déjà dit, une morphologie conservatrice limitant les comparaisons. La classification a donc été établie à partir des critères différentiels observés sur les VG. Elle a conduit à l'identification de trois rameaux distincts dans le phylum des *Gigantopecten* qui sont, en majorité, comme leur nom l'indique, des pectinidés de grande taille.

La révision de toutes les espèces du genre *Gigantopecten* devrait apporter des éclaircissements sur les phénomènes évolutifs s'étant déroulés à l'intérieur de ce phylum et sur les rapports existant entre les différents taxa le composant.

Qu'en est-il alors du genre *Oopecten*? Doit-il être mis en synonymie avec le genre *Gigantopecten* (ex *Macrochlamys* Sacco)? ou, si l'on admet sa réalité, être vidé de la plus grande partie du contenu que lui ont attribué Roger (1939) et Mandic (2000) et être seulement conservé pour les espèces iraniennes étudiées par Fuchs (1879) et Mandic? Seules des études de la variabilité de ces dernières à partir d'échantillons importants permettront de conclure.

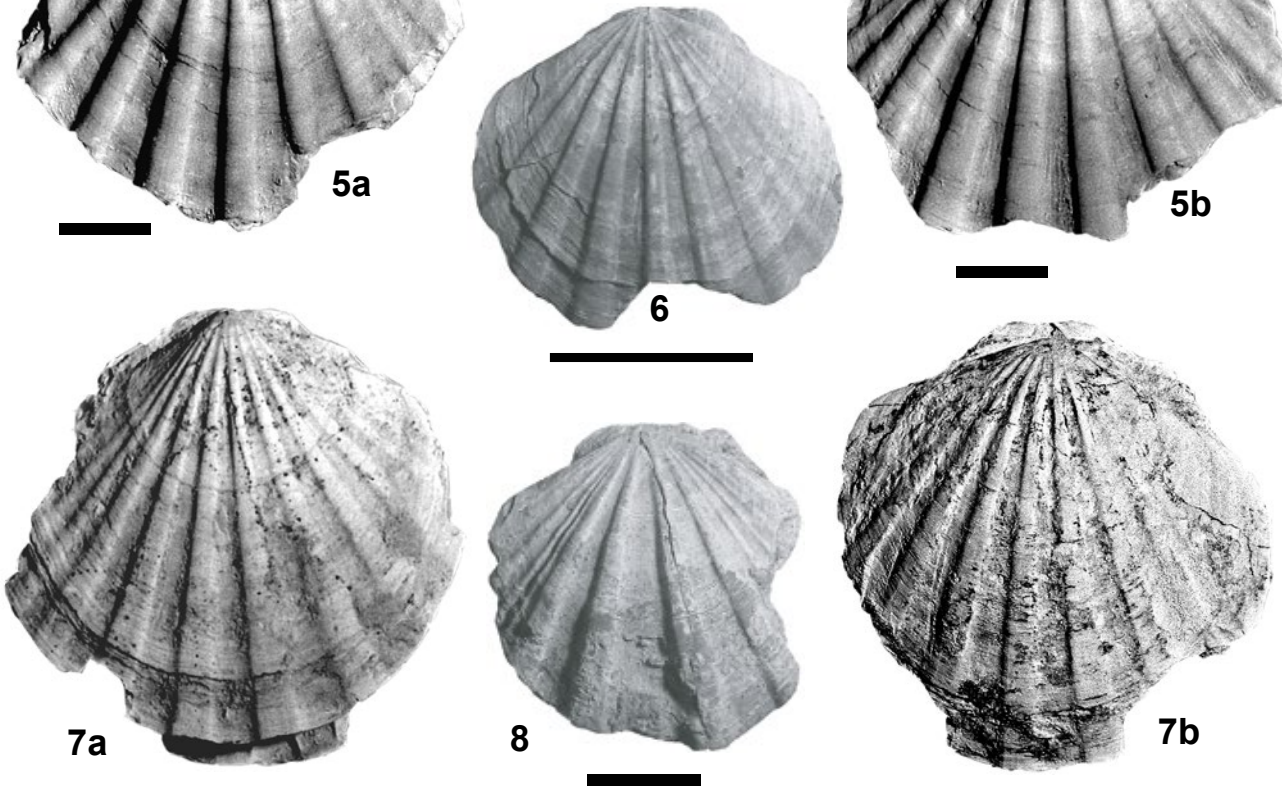
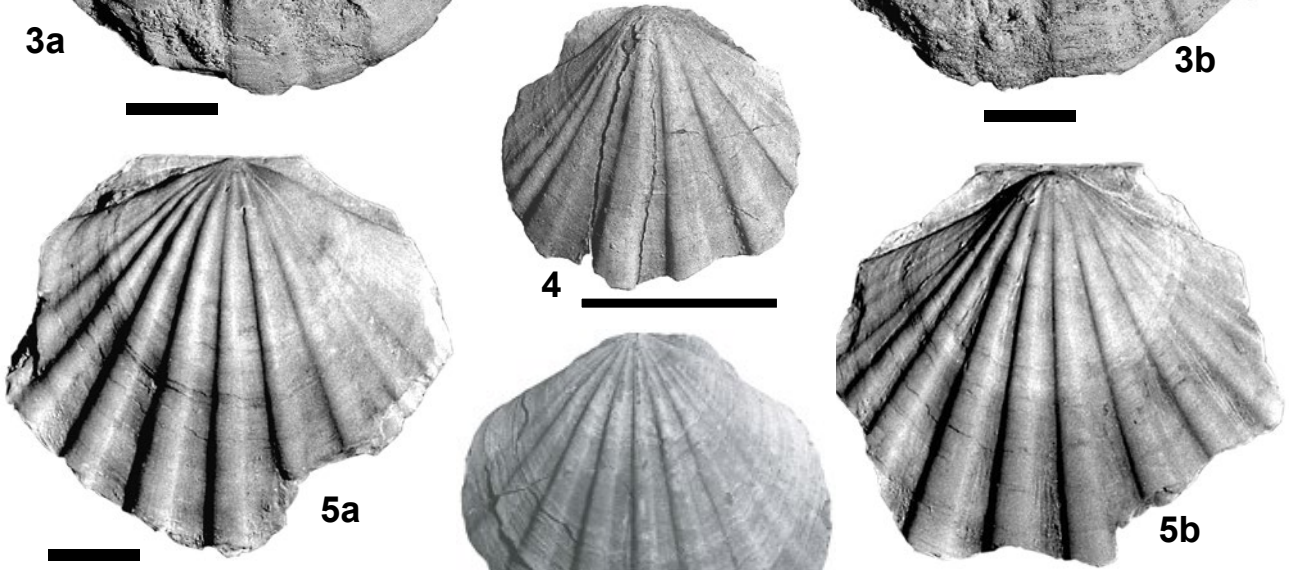
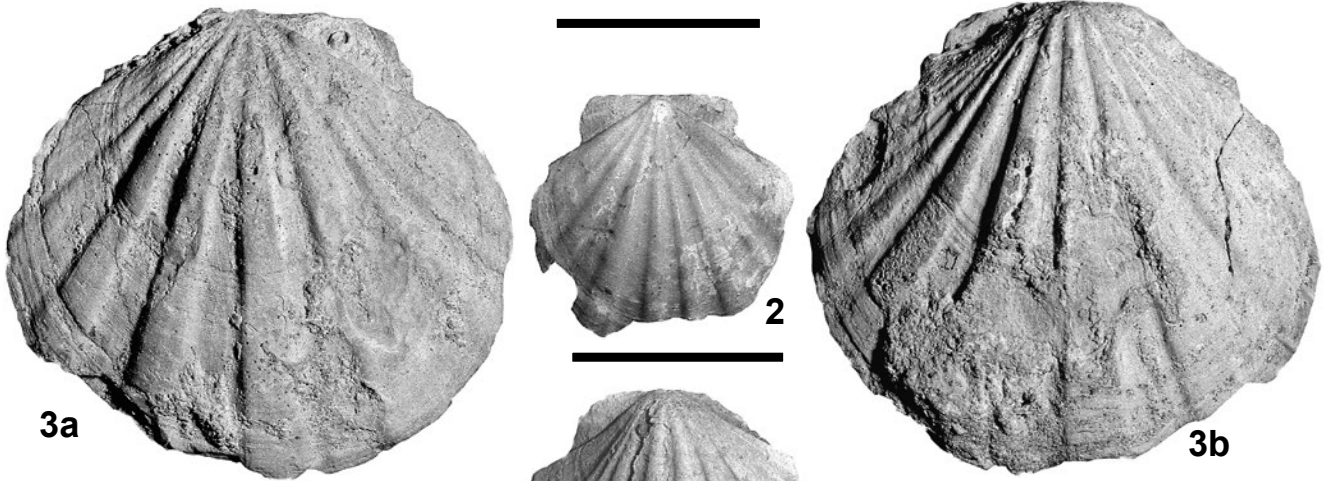
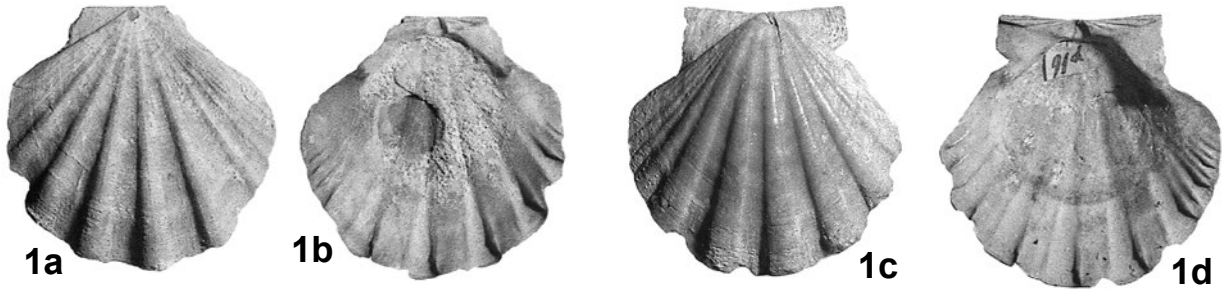
REMERCIEMENTS

Mes plus sincères remerciements s'adressent à D. Decrouez alors directrice du M.H.N.G. et à L. Cavin, pour l'envoi de photos numériques du type de *Pecten rotundatus* de la coll. Lamarck; à G. Chiesa pour la communication de spécimens de Rosignano et de Moletto; aux conservateurs des collections de divers musées et universités pour leur aide, les prêts qu'ils m'ont accordés et les clichés numériques qu'ils m'ont envoyés: C. Balme et S. Legal (P.N.R.L.), B. Cahuzac

Planche V

Gigantopecten rotundatus (Lamarck) de l'Italie nord-occidentale

- Fig. 1: *Macrochlamys holgeri* var. *regularior* Sacco, bivalve juvénile morphe 1, Rosignano, Monferrato oriental, Italie nord-occidentale (U.T.D.S.T., coll. Sacco, BS 110 04 011). 1a: VG, vue externe; 1b: VG, vue interne; 1c: VD, vue externe; 1d: VD, vue interne.
- Fig. 2: *Macrochlamys holgeri* var. *variecostata* Sacco, juvénile, morphe 1, Colli torinesi (U.T.D.S.T., coll. Sacco, BS 110 04 014). VG: vue externe.
- Fig. 3: *Macrochlamys holgeri* var. *regularior* Sacco, bivalve adulte, morphe 1, Rosignano (U.T.D.S.T., coll. Sacco, BS 110 04 015). 3a: VG, vue externe; 3b: VD, vue externe.
- Fig. 4: *Macrochlamys holgeri* var. *regularior* Sacco, jeune adulte, Rosignano (U.T.D.S.T., coll. Sacco). VD, vue externe.
- Fig. 5: Adulte bivalve, morphe 1 (U.T.D.S.T., coll. Chiesa), «Pietra da Cantoni», niveau 1, Rosignano. 5a: VG, vue externe; 5b: VD, vue externe.
- Fig. 6: *Macrochlamys holgeri* var. *rotundatior* Sacco, adulte morphe 1, Termofoura, Colli torinesi (U.T.D.S.T., coll. Rovasenda, BS 110 04 013). VG, face interne.
- Fig. 7: Adulte bivalve morphe 3 (U.T.D.S.T., coll. Chiesa), «Pietra da Cantoni», niveau 2, Burdigalien supérieur, Rosignano; 7a: VG, vue externe; 7b: VD, vue externe.
- Fig. 8: *Macrochlamys holgeri* var. *regularior* Sacco, adulte à côtes peu nombreuses, Colli torinesi (U.T.D.S.T., coll. Sacco). VG: vue externe.
- Barre d'échelle: 2 cm.



(U.Bx1), C. Durand (M.H.N.Gr.), A. Folie (M.R.H.N.B.), P. Moulet et F. Aubert (M.H.N.A.), M. Philippe (M.H.N.L.), A. Prieur (U.C.B.L1), E. Robert (I.D.U.Gr. et U.C.B.L1); à M. D. Courme pour les données concernant son étude géologique de la région de Vence et le don des nombreux spécimens de *G. rotundatus* récoltés en cette occasion; ainsi qu'aux professeurs P. Barrier (I.G.A.L.), pour le prêt de matériel; E. Ferrero (U.T.D.S.T.) pour la communication de documents sur le Monferrato; A. Lauriat-Rage pour le prêt de spécimens du M.N.H.N; G. Pavia (U.T.D.S.T.) pour la mise à ma disposition de la coll. Sacco. Toute ma reconnaissance va aussi au docteur E. Schein dont les remarques très pertinentes ont enrichi la rédaction de ce texte et au docteur S. Schneider dont le rapport très détaillé m'a permis de restructurer et d'améliorer ce travail.

RÉFÉRENCES

- Babinot J. F. & Catzigras F. 1965. Le rôle des Pectinidés dans la stratigraphie du Miocène de la Provence occidentale. *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille*, 37: 167-181.
- Baldi T. 1986. *Mid-Tertiary stratigraphy and paleogeographic evolution of Hungary*. Akademiai Kiado, Budapest, 178 p.
- Ben Moussa A., Demarcq G. & Lauriat-Rage A. 1987. Pectinidés messiniens du bassin de Melilla (NE Maroc): comparaison inter-régionale et intérêts paléobiologiques. *Revue de Paléobiologie*, 6 (1): 111-129.
- Berger J. P. 1985. La transgression de la molasse marine supérieure (OMM) en Suisse occidentale. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A)*, 5: 208 p.
- Besson D. 2005. Architecture du bassin rhodano-provençal miocène (Alpes, SE France). Relation entre déformation, physiographie et sédimentation dans un bassin molassique d'avant-pays. Thèse de doctorat de l'École des Mines de Paris: 439 p. + 152 p. annexes.
- Besson D., Parize O., Rubino J. L., Aquilar J. P., Aubry M. P., Beaudoin B., Berggren W. A., Clauzon G., Crumeyrolle P., Dexcoté Y., Fiet N., Iaccarino S., Jimenez-Moreno G., Laporte-Galaa C., Michaux J., von Salis K., Suc J. P., Reynaud J.Y. & Wernli R. 2005. Un réseau fluvial d'âge Burdigalien terminal dans le Sud-Est de la France: remplissage, extension, âge, implications. *C. R. Geoscience*, 337: 1045-1054.
- Bicchi E., Dela Pierre F., Ferrero E., Maia F., Negri A., Pirini Radrizzani C., Radrizzani S. & Valleri G. 2006. Evolution of the Miocene carbonate shelf of Monferrato (North-western Italy). *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 45 (2-3): 171-194.
- Bongrain M. 1988a. Les *Gigantopecten* du Miocène français. Croissance, morphogenèse, paléoécologie et évolution du groupe. *Cahiers de Paléontologie du C.N.R.S.*: 325 p.
- Bongrain 1988b. A propos des *Gigantopecten* du Muséum Requier d'Avignon: les relations morphologie-milieu chez le Pectinidae. *Bulletin de la Société d'Etudes des Sciences naturelles du Vaucluse*: 99-109.
- Bongrain M. 1992. Le rôle des hétérochronies du développement dans l'apparition et la différenciation des *Gigantopecten* (Pectinidae, Bivalvia) néogènes. Esquisse de la phylogénie du groupe. *Geobios*, mémoire spécial 14: 77-85.
- Bongrain M. 1993. «*Chlamys melii*»: un morphe, plus ou moins tératologique, de *Gigantopecten nodosiformis* (Pectinidae, Bivalvia) du Néogène de la Téthys occidentale. *Geobios* 26 (6): 685-697.
- Bongrain M. 1995. Traces de bioérosion sur un Pectinidae (Bivalvia) du Miocène d'Aquitaine (SO France): un cas possible de commensalisme entre Pectinidae et Capulidae. *Geobios*, 28 (3): 347-358.
- Bongrain M. 2003. Révision de *Flabellipecten solarium* (Lamarck, 1819) (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae) du Miocène moyen et supérieur de l'Ancien Monde. *Geodiversitas*, 25 (4): 657-679.
- Bongrain M. 2013. Les accumulations de *Gigantopecten restitutus* (Fontannes, 1884) (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) dans le Burdigalien supérieur des carrières de Ménerbes et de Lacoste (Vaucluse, bassin d'Apt, SE France): analyse et hypothèse explicative. *Geodiversitas*, 35 (3): 607-628.
- Bongrain M. & Cahuzac B. 2004. *Cristatopecten* nov. gen. *benoisti* (Pectinidae, Bivalvia) du Chattien d'Aquitaine (France). Révision systématique et réflexions sur l'origine et l'évolution des *Cristatopecten*. *Geobios*, 37: 488-515.
- Boni A. & Sacchi Vialli G. 1962. Studi biostratigrafici sui Pectinidi di località neogeniche e quaternarie dell'Italia nord-occidentale. *Atti dell'Istituto geologico della Università di Pavia*, 13: 65-119.
- Boni P., Mosna S. & Vanossi M. 1967. La «Pietra di Finale» (Liguria occidentale). *Atti dell'Istituto geologico della Università di Pavia*, 15: 102-150.
- Bonifay E., Bordet P., Ginsburg L. & Mennessier G. 1970. Carte géologique de France au 1/50000^e, n°999 (1^{re} édition), feuille Grasse-Cannes. *Bureau des Recherches géologiques et minières*.
- Campredon R. & Gigot P. 1984. Le Néogène: bassin niçois et varois. In «Synthèse géologique du Sud-Est de la France». *Mémoire du Bureau des Recherches géologiques et minières*, 125: 499-501.
- Clari P., Dela Pierre F., Novaretti A. & Timpanelli M. 1994. La successione oligo-miocenica del Monferrato occidentale: confronti et relazioni con il Monferrato orientale e la Collina di Torino. *Atti ticinensis di Scienze della Terra* (serie speciale), 1: 191-203.
- Collot L. 1912. Le Miocène des Bouches-du-Rhône. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (11): 48-104.
- Cossmann M. 1920. Rectification de nomenclature. *Revue critique de Paléozoologie*, 24^e année, 4: 175.
- Cossmann M. & Peyrot A. 1914. Conchologie néogénique de l'Aquitaine: Pectinidae. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, 8: 74 p.
- Courme M.D. & Dubar M. 2011. Les formations cénozoïques dans le Sud-Est de la France (région située entre Grasse et Nice). *Géologie de la France*, 1: 3-70. *Bureau des Recherches géologiques et minières*.
- Dardeau G., Dubar M., Toutin-Morin N., Courme M.D., Grevola G. & Mangan C. 2013. Carte géologique de la France au 1:50 000^e, n° 999 (2^e édition), feuille Grasse-Cannes. *Bureau des Recherches géologiques et minières*.
- Demarcq G. 1970. Etude stratigraphique du Miocène rhodanien. *Mémoire du Bureau des Recherches géologiques et minières*, 61: 257 p.
- Demarcq G. 1984. Evolution structurale et paléogéographique

- du Bassin rhodanien au Tertiaire : réflexions et aspects originaux. *Géologie de la France, Bureau des Recherches géologiques et minières*, 1-2: 75-84.
- Demarcq G. 1986. Relations géodynamiques et paléogéographiques entre les domaines rhodano-provençal et tyrrhénien au Miocène. *Giornale di Geologia*, serie 3a, 48 (1-2): 77-84.
- Demarcq G., Gourinard Y. & Magné J. 1989. Grade-datation dans le Burdigalien du Bassin de Crest (Drôme, moyenne vallée du Rhône): comparaison avec le stratotype rhodanien. *Geobios*, 22 (3): 383-386.
- Depéret C. 1893. Sur la classification et le parallélisme du système miocène. *Bulletin de la Société géologique de France*, 20, série 3: 170-266.
- Depéret C. & Roman F. 1910-1912. Monographie des Pectinidés néogènes de l'Europe et des régions voisines. Le genre *Flabellipecten*. *Mémoire de la Société géologique de France*, 26 (14 et 19): 64 p.
- Depéret C. & Roman F. 1928. Monographie des Pectinidés néogènes de l'Europe et des régions voisines. Le genre *Amussium*. *Mémoire de la Société géologique de France*, 26 (23): 25 p.
- Dijkstra H. H. & Goud J. 2002. Pectinoidea (Bivalvia, Propeamussiidae & Pectinidae) collected during the Dutch CAN-CAP and MAURITANIA expeditions in the south-eastern region of the North Atlantic Ocean. *Basteria*, 66: 31-82.
- Dollfus G. & Dautzenberg P. 1920. Conchyliologie du Miocène moyen du bassin de la Loire (Pectinidae: p. 401-436). *Mémoire de la Société géologique de France*, 27: 500 p.
- Faletti P. 1994. Caratteri stratigrafici della successione oligomiocenica nel settore orientale del Monferrato. *Atti ticinesi di Scienze della Terra* (serie speciale), 1: 269-282.
- Favre J. 1918. *Catalogue illustré de la collection LAMARCK. Conchyfères monomyaires, Fossiles, 2^{ème} section, vol. 2, Pectinidés: pls 3-12*. Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Georg & Cie, Bâle.
- Fontannes F. 1880. *Etudes stratigraphiques et paléontologiques pour servir à l'histoire de la Période Tertiaire du bassin du Rhône. II- Le bassin de Crest*. Savy, Paris, 214 p.
- Fontannes F. 1881. *Les mollusques pliocènes de la vallée du Rhône et du Roussillon*, t. II. Savy, Paris, 320 p.
- Freneix S., Calzada S. & Fattton E. 1982. *Amussiopecten baranensis* (Almera & Bofill, 1897) = *Amussiopecten destefanii* (Ugolini, 1903), bivalve du Miocène de Catalogne. Remarques sur le genre *Amussiopecten*. *Geobios*, 15: 181-205.
- Freneix S., Saint Martin J. P. & Moissette P. 1987. Bivalves Ptériomorphes du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e série, 9, section C (1): 3-61.
- Fuchs T. 1879. Über die von dr E. Tietze aus persien Mitgebrachten Tertiärversteinerungen. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, 41 (2): 99-108.
- Fuchs T. 1881. Ueber die von G. Michelotti aus den Serpentinanden von Turin beschriebenen Pectenarten. *Verhandlungen k.k. geologischen Reichsanstalt*, 16: 316-318.
- Gelati R. 1969. Il calcare d'Acqui. *Rivista italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 7: 761-830.
- Ginsburg L. 1960. Etude géologique de la bordure subalpine à l'ouest de la basse vallée du Var. *Bulletin du Service de la Carte géologique de la France*, 57 (239): 38 p.
- Ginsburg L. & Mongin D. 1956. Observations nouvelles sur le Miocène de Vence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 242: 3094-3495.
- Ginsburg L., Montenant C., Baubron J. C. & Alziar G. 1980. Carte géologique de France au 1/50000^e, n° 972, feuille de Roquesteron. *Bureau des Recherches géologiques et minières*.
- Ginsburg L., Arnaud M., Lary C. & Monleau C. 1998. Le Miocène du bassin de Vence (Alpes-Maritimes, France): stratigraphie et paléoécologie. *Geodiversitas*, 20 (2): 229-238.
- Glibert M. & Van De Poël L. 1965. Les Bivalvia fossiles du Cénozoïque étranger des collections de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. *Mémoires de l'Institut royal de Sciences naturelle de Belgique*, 2^e série, 18: 105 p.
- Gohau G. & Veslin J. 1960. A propos de l'âge de la série du Miocène de Vence. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7, 2 (6): 764-765.
- Haug E. 1920. *Traité de Géologie, les Périodes géologiques (3, XL), Période néogène*. Armand Colin, Paris, 1598-1759.
- Hertlein L.G. 1969. Family Pectinidae Rafinesque, 1815: In: Moore R.C. (Edit.), *Treatise on Invertebrates Paleontology*. Part N, Mollusca 6, Bivalvia, Pteriomorphia. *The Geological Society of America and the University of Kansas*, N332-N374.
- I.C.Z.N (International Commission of zoological Nomenclature). 2008. Opinion 2203 (Case 3343) *Gigantopecten ROVERETO*, 1899 and *Lissochlamys SACCO*, 1897 (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae): conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 65 (3): 222.
- Issel A. 1885. La Pietra di Finale nella Riviera Ligure. *Bolletino del real Comitato geologico d'Italia*, 16: 340-362.
- Issel A. 1886. Catalogo dei fossili della Pietra di Finale. *Bolletino del real Comitato geologico d'Italia*, 17: 27-43.
- Joleaud L. 1907. Géologie et Paléontologie de la Plaine du Comtat et de ses abords. Description des terrains néogènes. *Mémoires de l'Académie de Vaucluse*, 1: 103 p.
- Kilian W. 1888. Description géologique de la montagne de Lure (Basses-Alpes). *Annales des Sociétés géologiques*, 19-20: 458 p.
- Lamarck J. B. 1819. *Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres*, 6. Belin. Paris, 343 p.
- Lapparent A. F. de 1938. Etudes géologiques dans les régions provençales et alpines entre le Var et la Durance. *Bulletin du Service de la Carte géologique de la France*, 50 (198): 301 p.
- Locard A. 1877. *Description de la faune des terrains tertiaires moyens de la Corse*. F. Savy, Paris, 360 p.
- Lorenz C. 1962. Découverte d'une microfaune du Miocène inférieur (Burdigalien) à la base de la formation de la "Pietra di Finale" (Italie, province de Savone). *Comptes rendus sommaires des Séances de la Société géologique de France*: 116-117.
- Lorenz C. 1967. Sur l'attribution du Burdigalien de la plupart des formations rangées dans l'"Aquitainiano" du sud du bassin piémontais. *Comptes rendus sommaires des Séances de la Société géologique de France*: 62-63.
- Lubet P. 1976. L'espèce chez les Lamellibranches marins. In: Bocquet C., Générumont J. & Lamothe (Eds). *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal*. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 38 (1): 341-374.
- Mandic O. 2000. Oligocene to early Miocene pectinid bivalves of western Tethys (N-Greece, S-Turkey, Central Iran and NE-Egypt)-taxonomy and paleobiogeography. Thèse de l'Université de Vienne (Autriche), inédite, 289 p.
- Mongin D. 1952. Gastéropodes et Lamellibranches du Burdigalien de Provence. *Mémoires du Muséum national d'histoire*

- naturelle, nouvelle série, série C, *Sciences de la Terre* 2 (2): 238 p.
- Mongin D. 1958. Variations de faciès et de faunes dans le Burdigalien de Basse-Provence. In: *83^e Congrès des Sociétés savantes, section des Sciences, Colloque sur le Miocène, Aix-Marseille*. Gauthier-Villars: 219-229.
- Mongin D. 1962. Au sujet des pectinidés du Miocène de Vence (Alpes-Maritimes) (réponse à la note de G. Gohau et J. Veslin). *Comptes rendus sommaires des Séances de la Société géologique de France*, 1: 24-25.
- Mongin D. 1963. Les Pectinidés du Burdigalien de la Trévaresse (B.-du-Rhône). *Journal de Conchyliologie*, 103: 75-83.
- Newton R. B. 1900. Marine Tertiary (Miocene) Mollusca from the Lake Urmi (Persia). *Linnean Society Journal (Zoology)*, 27: 430-453.
- Newton R. B. 1911. Kainozoic Mollusca from Cyrenaica. *Quarterly Journal of the geological Society*, 67: 616-653.
- Nicolas H. 1897. *Etude sur les terrains tertiaires des environs d'Avignon. Le Miocène*. Seguin, Avignon, 95 p.
- Odébodé M. O. 1978. The age of the marly formation of the Miocene: basin of Vence (S. E France) based on planktonic Foraminifera. *Revista española de Micropaleontología*, 10 (1): 75-86.
- Odébodé M. O. 1982. Miocene foraminiferal paleoecology of the basin of Vence, Southern France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 39: 313-329.
- Philippe M. 1972. Le Burdigalien du Miocène du plateau des Courennes (Vaucluse). Etude stratigraphique et paléontologique. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 51: 275 p.
- Philippe M. 1998. Les Echinides miocènes du Bassin du Rhône: révision systématique. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 36: 441 p.
- Philippe M., Negretti B., Lary C., Arnaud M. & Monleau C. 1988. Les échinides miocènes de la Nerthe (Bouches-du-Rhône), répartition et conclusions biostratigraphiques. *Géologie méditerranéenne*, 15 (4): 235-250.
- Roger J. 1939. Le genre *Chlamys* dans les formations néogènes de l'Europe. *Mémoire de la Société géologique de France*, 40: 294 p.
- Rovereto G. 1899. Rectification de nomenclature: *Gigantopecten*. *Revue critique de Paléozoologie*, 3^e année: 90.
- Rovereto G. 1939. Liguria geologica. *Memorie della Società geologica italiana*, 2: 743 p.
- Rubino J.L., Lesueur J.L., Guy L. & G. Clauzon. 1990. Le Miocène inférieur et moyen du bassin rhodanien. Stratigraphie séquentielle et sédimentologie. *Publication spéciale, Association des Sédimentologistes français*: 67 p.
- Sacco F. 1897. *I Molluschi del terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Parte 24 (Pectinidae)*. Clausen, Torino, 73 p.
- Sacco F. 1904. *I Molluschi del terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Parte 30 (Aggiunte, correzioni e considerazioni generali)*. Clausen, Torino, 203 p.
- Sacco F. 1920. Il Finalese. *Atti della Reale Accademia delle Scienze di Torino*, 55: 3-24.
- Schaffer F. X. 1910. Miocän von Eggenburg: I. Die Bivalven der Miocänbildungen von Eggenburg. *Abhandlungen der K.K. geologischen Reichsanstalt*, 12 (1): 126 p.
- Stchepinsky V. 1946. Fossiles caractéristiques de Turquie. *Institut d'Etudes et de Recherches minières de Turquie, Matériaux de la Carte géologique*, 1: 79-151.
- Steininger F.F. & Senès J. 1971. *Chronostratigraphie und Neostratotypen Miozän der zentralen Paratethys. M1 Eggenburgien. Die Eggenburger Schichtengruppe und ihr Stratotypus*. Vidavatelstvo Slovenskej Akademie, Bratislava, 827 p.
- Studencka B. 1999. Remarks on Miocene bivalve zonation in the Polish part of the Carpathian Foredeep. *Geological Quarterly*, 43 (4): 467-477.
- Teppner W. von. 1922. *Fossilium Catalogus. I. Animalia, Pars 15: Lamellibranchiata tertiaria, «Anisomyaria», 6. Pectinidae*. W. Junk., Berlin: 66-296.
- Tournouër R. 1877. Notes paléontologiques sur quelques-uns des terrains tertiaires observés dans la réunion extraordinaire de la Société géologique à Fréjus et à Nice. *Bulletin de la Société géologique de France*, 3 (5): 841-857.
- Trabucco G. 1908. Fossili, stratigrafia ed eta del calcare di Acqui (Alto Monferrato). *Bollettino della Società geologica Italiana*, 28: 331-400.
- Vanova M. 1959. Untermiozäne Fauna aus den basalen Konglomeraten der weiteren Umgebung von Safarikovo in der Südslovakei. *Geologické Prace*, 51: 141-196.
- Vokes H. E. 1980. *Genera of the Bivalvia: a systematic and bibliographic catalogue (revised and update)*. Paleontological Research Institution, Ithaca, New York, 307 p.
- Waller T. R. 1993. The evolution of "*Chlamys*" (Mollusca: Bivalvia: Pectinidae) in the tropical western Atlantic and eastern Pacific. *American Malacological Bulletin*, 10 (2): 195-249.
- Waller T. R. 2006. New Phylogenies of the Pectinidae (Mollusca: Bivalvia): Reconciling Morphological and Molecular Approaches. In: Shumway S.E. & Parsons G.J. (Eds.). *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*. Developments in Aquaculture and Fisheries Science, 35. Elsevier Science, Amsterdam: 1-44.
- Waller T. R. & Stanley G.D. Jr. 2005. Middle Triassic Pteriomorphian Bivalvia (Mollusca) from the New Pass Range, West-Central Nevada: Systematics, Biostratigraphy, Paleoecology and Paleobiogeography. *Journal of Paleontology*, 79 (suppl. 1): 1-64.
- Waller T. R. & Bongrain M. 2006. *Gigantopecten*, Rovereto 1899 and *Lissochlamys* Sacco, 1897 (Mollusca, Bivalvia, Pectinidae): proposed conservation. *Bulletin of zoological Nomenclature*, 63 (3): 155-162.
- Wilkes J. 1810. Conchology. In: Adlard (Ed). *Encyclopaedia londinensis or Universal Dictionary of Arts, Sciences and Literature*. J. Adlard, London, V: 14-41.
- Zunino M. & Pavia G. 2009. Lower to Middle Miocene mollusc assemblages from the Torino Hills (NW Italy): synthesis of new data and chronostratigraphical arrangement. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 115 (3): 349-370.